

**EMBRYOLOGISKA OCH
CYTOLOGISKA UNDERSÖKNINGAR**

ÖFVER

MERCURIALIS ANNUA L.

AF

M. O. MALTE



I DISTRIBUTION HOS
GLEERUPSKA UNIVERSITETS-BOKHANDELN I LUND

**EMBRYOLOGISKA OCH
CYTOLOGISKA UNDERSÖKNINGAR**

ÖFVER

MERCURIALIS ANNUA L.

AKADEMISK AFHANDLING

SOM MED VEDERBÖRLIGT TILLSTÅND
FÖR VINNANDE AF FILOSOFISK DOKTORSGRAD VID LUNDS UNIVERSITET
FRAMLÄGGES TILL OFFENTLIG GRANSKNING Å BOTANISKA LÄROSALEN
LÖRDAGEN DEN 1 OKTOBER 1910 KL. 10 F. M.

AF



M. O. MALTE

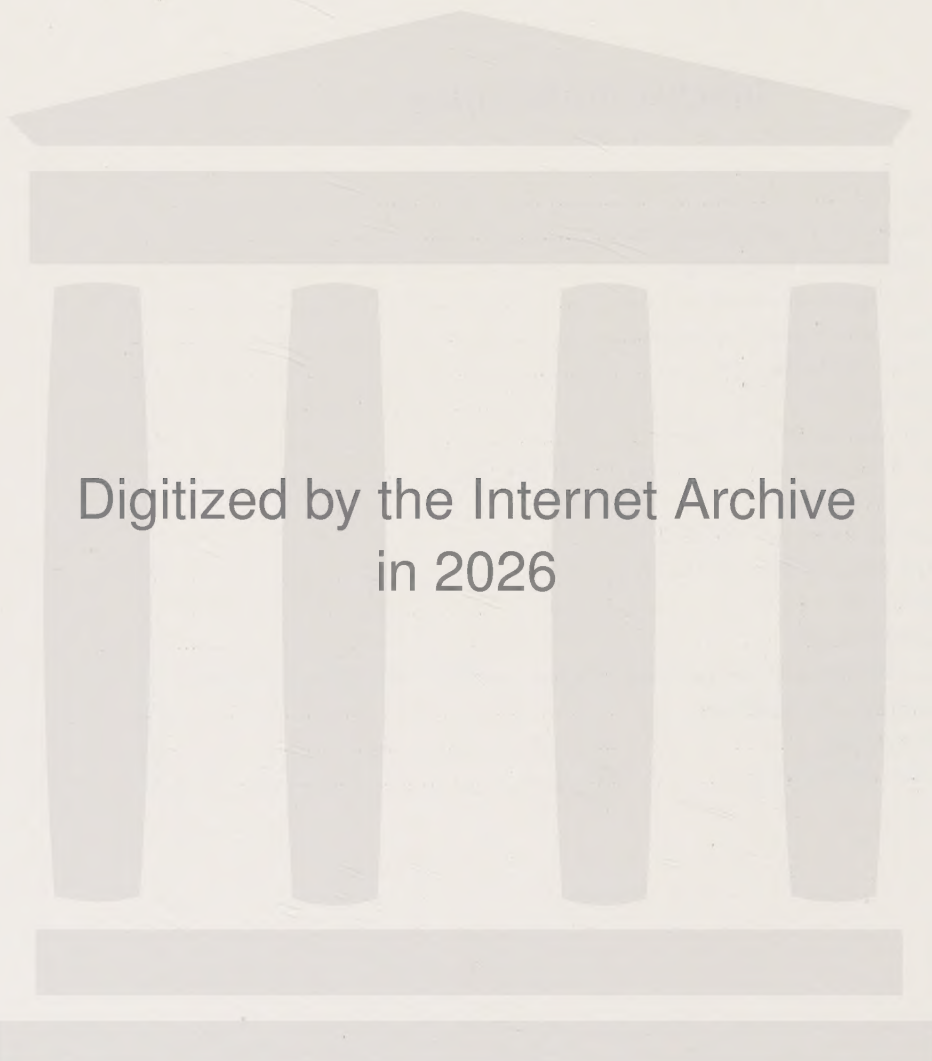
FILOSOFIE LICENTIAT



LUND 1910
BERLINGSKA BOKTRYCKERIET

Innehållsförteckning.

	Sid.
I. Inledning	1.
II. Fixerings- och Färgningsmetoder.....	5.
III. Honblommornas Embryologi.	
1. Fröanlagens uppkomst	7.
2. Makrosporangiets uppkomst.....	10.
3. Integumentbildningen	12.
4. Reduktionsdelningen	14.
5. Embryosäckens utveckling.....	18.
6. Förekommer parthenogenetisk Embryobildning?	20.
IV. Cellkärnans byggnad.	
1. Kärnans form och begränsning	34.
2. Den hvilande kärnans inre byggnad.....	39.
3. Nucleolus	53.
4. Kärndelningen.....	67.
5. Kromosomernas individualitet och den eventuella förekomsten af apogami. 78.	
Zusammenfassung der Resultate.....	81.
Litteraturförteckning	86.
Erklärung der Abbildungen.....	92.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41553402_0017

I. Inledning.

Då jag för åtskilliga år sedan påbörjade föreliggande arbete, var det närmast min afsikt att söka på experimentell och cytologisk väg komma till klarhet i frågan, huruvida hos *Mercurialis annua* förekommer embryobildning utan befruktning, och, om så visade sig vara fallet, afgöra, huruvida en dylik embryobildning vore en euapogam eller parthenogenetisk företeelse. Redan så långt tillbaka i tiden som från början af 1700-talet föreligger nämligen en uppgift, enligt hvilken isolerade ♀-plantor af *M. annua* skulle kunna utbilda en viss procent grobara frön, trots det att befruktning från ♂-individ ej ägt rum. I mer eller mindre bestämd form har sedan samma påstående återkommit hos olika författare, hvarvid det dock genomgående framhållits, att antalet af dylika, trots uteblifven befruktning uppkomna, grobara frön alltid utgjort en mycket låg procent af den totala, under normala förhållanden utvecklingsmöjliga fröämnesmängden.

Jämnsides med uppgifterna om verkligen förekommande embryobildning utan befruktning stå emellertid i litteraturen andra, som bestämdt förneka hvarje form af apogam fortplantning hos *M. annua*. De forskare, hvilkas försök att konstatera tillvaron af embryobildning och frösättning utan föregående befruktning ledt till negativa resultat, hafva i allmänhet sökt göra gällande, att i de fall, då positiva, för apogami talande resultat framkommit, de experimentella anordningarne eller de kontrollerande undersökningarne ej varit tillräckligt sorgfälliga för en entydig förklaring af de erhållna resultaten. Det har sålunda bl. a. anförts, att äfven då pollination från ♂-individ varit totalt utesluten, befruktning kan hafva ägt rum genom på de isolerade ♀-plantorna själfva normalt eller sporadiskt uppträdande ♂-blommor. Sådana accessoriska ♂-blommor kunna nämligen lätt nog på grund af sin obe-

tydliga storlek, oansenlighet och kortvarighet undgå uppmärksamheten, så mycket mera, som de ofta framkomma mellan i utveckling långt hunna ♀-blommor och sålunda mer eller mindre fullständigt döljas af dessa. Så mycket större skäl till ofvannämnda kritik af positiva resultat finnes, som vissa forskare, hvilka uttalat sig för förekomsten af apogam embryobildning, verkligen observerat accessoriska ♂-blommor mellan ♀-blommorna, men egendomligt nog utan närmare undersökning frändömt dem förmågan att kunna åstadkomma någon befruktning.

I nyare tid har bl. a. KERNER (91) sökt att under iakttagande af så betryggande försiktighetsmått som möjligt bringa frågan om förekomsten eller icke-förekomsten af frösättning utan befruktning till en slutgiltig lösning. För att totalt utesluta möjligheten af befruktning från i närheten växande ♂-plantor har KERNER förlagt sina experiment till en trakt i Tyrolen, där både *M. annua* och *M. perennis* fullständigt saknas. Befruktning från på de ♀-liga försöksplantorna själfva sporadiskt uppträdande ♂-blommor har likaledes enligt KERNER varit totalt utesluten, alldenstund dylika ♂-blommor sorgfälligt afplockats och förstörts före utslagningen. Trots att sålunda, för att tala med KERNER, pollenkorn af *M. annua* ej funnits på flera mils omkrets, hafva ändock en stor del fruktämnen normalt utvecklats, och ur de sålunda, utan befruktning erhållna fröna hafva nya, kraftiga plantor uppdragits.

Det var närmast med anledning af dessa KERNERS experimentelt vunna och som det syntes invändningsfria uppgifter, som jag på uppmaning af PROF. MURBECK redan 1904 påbörjade en embryologisk undersökning af *M. annua*, närmast med afsikt att på grundvalen af experimentella undersökningar samt genom cytologiska och histologiska studier söka lösa frågan om den supponerade förekomsten af embryobildning utan befruktning.

Hvad då först beträffar de experimentella undersökningarne, må det redan här framhållas, att de resultat, dessa lämnat, närmast öfverensstämma med de Kernerska. De använda ♀-plantorna hafva valts bland sådana racer, som utmärkt sig genom total eller i hvarje fall nästan fullständig saknad af accessoriska ♂-blommor, och odlats, såsom längre fram närmare skall beskrifvas, under fullt betryggande isolering. Eventuellt uppträdande ♂-blommor ha, så fort de observerats, aflägsnats, och då i intet enda fall, trots daglig noggrann undersökning, på ♀-plantorna iakttagits öppnade ♂-blommor, men trots detta embryo innehållande fruktämnen utvecklats till mogen frukt med grobara frön,

synas mina experimentella undersökningar i likhet med KERNERS tala för förekomsten af apogam embryobildning i en eller annan form.

Det positiva beviset för apogam embryobildning kan emellertid hos en sådan växt som *M. annua* blott erhållas genom en ingående embryologisk undersökning, liksom naturligtvis blott en sådan kan gifva besked om hvilken form af apogami det är som förekommer. Det säger emellertid sig själf, att en dylik undersökning på ett material, där procenten af »apogama» frön är så obetydlig och oberäknelig som hos *M. annua*, har att kämpa med de allra största svårigheter och måste utsträckas till ett oerhördt stort antal fruktämnen, om någorlunda säkerhet eller ens tillnärmelsevis fullständighet i den embryologiska beviskedjan skall kunna vinnas. Om därför positiva embryologiska bevis för embryobildning utan befruktning icke kunnat ernås, behöfver detta naturligtvis icke bevisa, att sådan embryobildning icke *kan* förekomma. Det skulle helt enkelt lika gärna kunna visa, att det använda undersökningsmaterialet varit otillräckligt.

Vissa egendomligheter i strukturen af framför allt endospermkärnorna i en del till synes utan befruktning utvecklade fruktämnen tyda emellertid på, att de negativa resultat med hänsyn till den förmodade apogamien, som den histologisk-cytologiska undersökningen af unga, obefruktade fruktämnen gifvit, i själfva verket betyda, att en apogam embryobildning *icke* förekommer. En ingående granskning af nämnda endospermkärnors kromatiska element ger nämligen vid handen, att många af de frön, som experimentellt erhållits »utan befruktning», ändock trots alla försiktighetsmått med största sannolikhet ha en förutgående befruktning att tacka för sin uppkomst. Som emellertid dessa slutsatser grunda sig på speciella egendomligheter i kärnstrukturen och förutsätta en noggrannare undersökning af den hvilande kärnan, har åt studiet af denna ägnats mera uppmärksamhet än som från början varit afsedt, så mycket hellre, som denna undersökning, såsom i en föregående uppsats preliminärt meddelats (08), gifvit synnerligen intressanta resultat.

Jag begagnar här tillfället att till Herr Professor DR. B. JÖNSSON frambära min varma tacksamhet för den outtröttliga beredvillighet, hvarmed Herr Prof. JÖNSSON genom att ställa egna och Bot. Institutionens resurser till mitt förfogande städse på alla sätt sökt underlätta mitt ar-

bete. Likaledes är det mig en kär plikt att till Herr Professor DR. S. MURBECK uttala min djupaste tacksamhet, ej blott därför att Herr Prof. MURBECK gifvit mig impulsen till föreliggande arbete, utan äfven därför, att detsamma i allra högsta grad främjats genom den frikostighet, hvarmed Herr Prof. MURBECK ställt sina embryologiskt-cytologiska erfarenheter till min disposition. Ej mindre tack är jag skyldig Herr Professor Dr. O. NORDSTEDT, som aldrig tröttnat att ställa sitt rikhaltiga bibliotek till mitt förfogande och städse varit mig till ovärderlig hjälp vid mina litteraturstudier.

II. Fixerings- och Färgningsmetoder.

Af olika fixeringsvätskor är måhända FLEMMINGS krom-osmium-ättiksyrelösning för *M. annua* den mest olämpliga. Särskildt dålig tjänst gör densamma, när det gäller att fixera fruktämnen på mera utvecklade stadium. Ty dels framkallar osmiumsyran mycket rikliga och i hög grad besvärande fällningar, hvilka med vätesuperoxid så godt som aldrig kunna fullständigt aflägsnas, i hvarje fall icke utan en väsentlig nedsättning af cellkärnornas färgningsförmåga; och dels tyckes fixeringsmedlets inträngande försiggå så långsamt, att i äldre fruktämnen efter ända till 24 t. fullgod fixering ej erhållits, tydligen beroende på, att de inre delarne af fruktämnet dött och undergått postmortala förändringar, redan innan fixeringsvätskan hunnit intränga. Dessa båda faktorer, fixeringsmedlets långsamma inverkan och den nödvändiga efterbehandlingen med vätesuperoxid, torde rimligtvis vara orsaken till, att färgningar med Saffranin-Gentianaviolett samt äfven med HEIDENHAIN'S hämatoxylin i allmänhet gifvit mycket dåliga och för ett noggrannare studium af kärnstrukturen o. d. i det stora hela nästan oanvändbara resultat.

Mycket öfrigt att önska lämna också sådana fixeringsmedel som *Absolut Alkohol*, MERKELS *Kromsyre-platinaklorid-lösning* och CARNOY'S eljest med fördel användbara *Kloroform-alkohol-isättika*.

Vida bättre resultat ger KEISERS *Sublimat-ättiksyrelösning*, som enligt hvad jag funnit särskildt lämpar sig för undersökning af pollenslangens förlopp. Material, fixerat med KEISERS lösning, färgas lättast och skarpast med Fuchsin-jodgrönt. Tyvärr synes — af hvad orsak vill jag lämna därhän — färgningen af Keiser-fixeradt material alltid vara relativt opålitlig, så till vida nämligen, att densamma trots noggrann behandling af preparaten visar sig tämligen obeständig. Efter en längre

tids uppbevarande af preparaten förlorar nämligen färgningen så småningom i skärpa, ja kan t. o. m. fullkomligt försvinna.

Lämpligaste fixeringsmedlet har jag slutligen funnit vara dels *Alkohol-isättika* i proportionen $3 + 1$, dels och framför allt en af JUEL med bästa resultat använd lösning af *Zinkklorid, isättika* och *50 %-ig alkohol*. Detta senare fixeringsmedel, som med lätthet intränger äfven i långt avancerade fruktämnen utan att framkalla nämnvärdt störande kontraktioner i embryosäcken och som äfven ger mycket god kärnfixering, har jag i allmänhet använt. Såsom färgämnen ha användts dels *Fuchsin-jodgrönt*, dels HEIDENHAIN'S *Hämatoxilin*, båda med utmärkt resultat.

De nämnda fixeringsmedlens värde har städse bedömts efter deras förmåga att gifva »goda kärnfixeringar», d. v. s. efter deras förmåga att gifva skarpa och korrekta bilder af kärnstrukturen. Gäller det däremot att naturtroget konservera kärnmembranen, så att kärnan efter fixeringen bibehåller den form, den har i lefvande lifvet, fylla ofvannämnda fixeringsmetoder långt ifrån måttet. Särskildt ha de en destruerande inverkan på »den naturliga» kärnmembranen, så att denna antingen helt eller till större eller mindre del försvinner. Den »kärnmembran», som på fixerad material omsluter kärnan, torde i många fall åtminstone vara en konstprodukt, en fällningsmembran, som af fixeringsmedlet bildas i kärnhålighetens perifer delar. Blott i enstaka fall kvarstår den ursprungliga kärnmembranen, så att kärnans naturliga form bibehålles. Fullt korrekta bilder af kärnformen erhållas blott med LIDFORSS' (08) ypperliga osmium-alkoholmetod, hvilken jag i det följande får särskildt tillfälle att närmare omtala. Tyvärr har jag icke lyckats att med fuchsin-jodgrönt, hvilken färgblandning visat sig ojämförligt bättre än alla andra, erhålla tillräckligt skarp differentiering af kärnans inre struktur för att med fördel kunna använda metoden för kromosomstudier. De erhållna bilderna synas emellertid fullkomligt överensstämma med dem, som erhållas med JUELS fixeringsvätska eller alkohol-isättika.

III. Honblommornas Embryologi.

1. Fröanlagens uppkomst.

L'ovule commence par être un petit mamelon celluleux, qui naît . . . , sur l'axe de l'ovaire, exactement au-dessus de la feuille carpellaire,» säger BAILLON (58) i fråga om ovulums första framträdande hos *Ricinus*, och denna framställning är, enligt Baillon, med få och oväsentliga modifikationer äfvenledes tillämplig på *Mercurialis*. Både BAILLON och PAYER (57), hvilken senare lämnat förträffliga och fullkomligt exakta figurer öfver de allra tidigaste skedena i fruktämnets utveckling, utgå emellertid från, att ägget närmast är att betrakta som en knoppbildning från blommans axelparti. Genom särskildt WARMINGS (78) klassiska undersökningar är det ju emellertid utom allt tvifvel, att äfven i de fall, då såsom hos Primulaceerna ett fritt centralt fröfäste finnes, ovula utgå från ett transformeradt blad, ett karpellblad, som genom hopslutning af sina ursprungligen fria kanter ger upphof till det slutna fruktämnet. I regel är det ju fruktbladens kanter, från hvilka äggen utgå. Det möter emellertid någon svårighet att hos *Mercurialis* på grundvalen af de faktiska förhållandena vid karpellbladens och äggens första framträdande förklara de senare såsom uppkomna ur de förras kanter. Den omedelbara iakttagelsen tycks snarare ge vid handen att de båda karpellbladen på mycket tidigt stadium klyfvas i ett inre och ett yttre parti, skarpt skilda från hvarandra, och att ovulum uppstår från det förra. Redan vid sitt allra första framträdande te sig nämligen de unga fröanlagen som två halfsfäriska, från karpellbladens ytterpartier skarpt skilda cellkomplex (jmf. PAYER: l. c. tab. 110, fig. 23.). Hvert och ett af de båda karpellbladen synes sålunda redan från början vara klufvet i ett yttre och ett inre parti, mellan hvilka redan från början

en skarp motsats gör sig gällande, och såsom framgår af PAYER's tab. 110, fig. 22, anlägges i själfva verket karpellbladets inre, fröanlaget bärande parti skildt från det yttre. *Fig. 1* representerar ett längdsnitt genom en mycket ung ♀-blomma, som befinner sig på ungefär samma utvecklingsstadium som den af PAYER tab. 110, fig. 23 afbildade. Perigonbladen (P) ha redan hunnit ganska långt i utveckling och omsluta skyddande den unga ♀-blomman, i hvilken just karpellbladen (k) börjat utvecklas. På hvarje karpellblad kan man redan på detta stadium särskilja två cellkäglor, ki och ky, hvilka sedermera under fruktämnets vidare utveckling förhålla sig väsentligt olika. Såsom framgår af en jämförelse med *Fig. 2 a*, tillväxer nämligen det yttre, med ky betecknade partiet af karpellbladet betydligt raskare än det inre samt utbildas till fruktvägg, medan från de med ki utmärkta delarna af hvarje karpellblad fröanlagen bildas. Dessa framträda på *Fig. 2 a* som två knoppbildningar, sittande på blommans axelparti. Därmed är emellertid icke sagdt, att placentan genetiskt utgör en del af blommans stamparti. I själfva verket torde förhållandet kunna förklaras på följande sätt: Hvarje karpellblad synas redan mycket tidigt vara klufvet i ett yttre, sterilt, till fruktvägg, stift och märke blifvande parti, och ett inre, fertilt, hvilket såsom placenta bekläder blommans axelparti och från hvilket sålunda fröanlagen utgå.

Vid karpellbladens hopslutning till ett slutet, tvårummigt ovarium är det särskildt, om icke uteslutande deras yttre, sterila partier, som äro verksamma, i det att deras kanter växa emot och hopsmälta dels med hvarandra, dels med de inre, placentala delarna. Denna sammanväxning mellan karpellbladens inre och yttre hälfter försiggår tidigt och fullständigt i ovariets nedre del, ej så däremot i den öfre. I den nedre delen af ovariet utbildas sålunda redan tidigt en skiljevägg, därigenom att blommans axelparti, som såsom en upptill afrundad pelare höjer sig från ovariets botten, sammansmälter med nedre delen af det inåt vikta »yttre karpellbladet». I ovariets öfre del förblir däremot skiljeväggen tämligen länge ofullständig d. v. s. öppen i medianlinjen, beroende just på, att det öfre, »sterila» partiet af skiljeväggen leder sitt ursprung blott från karpellbladets yttre, sterila hälft. *Figg. 2 a och 2 b* representera två längdsnitt genom samma ovarium, i hvilket skiljeväggen upptill är ofullständig. *Fig. 2 a* visar ett mediansnitt, af hvilket framgår, dels att de båda karpellbladens yttre hälfter (ky) i medianlinjen ej hunnit hopsmälta med hvarandra, och dels att någon fullständig skiljevägg

mellan fruktämnets två blifvande rum ännu ej bildats. I *Fig. 2b* däremot, som visar ett på sidan om medianlinjen gående snitt, är skiljeväggen till synes fullständig. Karpellernas yttre hälfter ha nämligen i sin nedre del hunnit att från sidorna vika sig in och hopsmälta med hvarandra och med placentan. Hopsmältningen har däremot i öfre delen af ovariet ännu ej hunnit fortskrida ända fram till medianlinjen. Efterhand fortskrider emellertid invikningen allt mer och mer, och slutligen utbildas en fullständig skiljevägg.

I *Fig. 3* se vi ett längdsnitt genom ett ungt fruktämne, som just befinner sig på det stadium, då öfre delen af karpellernas yttre blad håller på att med sina invikta och något nedåtböjda kanter sammansmälta med det inre bladet, d. v. s. placentan. Såsom af figuren synes, presenterar sig skiljeväggen på ett dylikt utvecklingsstadium som en nedtill bredare, upptill afsmalnande pelare. Denna, på längdsnitt triangulärt pelarformiga skiljevägg, är emellertid icke, såsom redan en ytlig granskning af preparatet utvisar, af enhetligt ursprung, utan leder sin uppkomst dels, och detta till allra största delen, från karpellbladets inre hälft, d. v. s. dess placentarparti, dels äfven, fast blott till en mindre del, från det in- och nedvikta partiet af karpellbladets yttre, ovarialväggen konstituerande hälft. Figuren, som representerar ett precis genom fruktämnets medianlinje fördt längdsnitt, illustrerar just det ögonblick, då det in- och nedvikta partiet af karpellbladets yttre, sterila hälft håller på att sammanväxa med den nedifrån uppskjutande placentan. Sammansmältningen är emellertid i medianlinjen ännu ej fullständigt genomförd. Gränsen mellan placentan och den ofvanför denna belägna, smalare delen af skiljeväggen framträder med stor skärpa och tydlighet, i det att det ena fröanlagets epidermis, som direkt öfvergår i placentans, öfver denna senares topp direkt fortsätter sig i det andra fröanlagets epidermis. Den ofvan placentan belägna delen af skiljeväggen ligger nämligen ej på fullständigt samma nivå som den skarpt framträdande placentan, utan något under, hvilket förhållande äfven på figuren antyds.

Såsom redan nämnts utgå fröanlagen ursprungligen snedt uppåt från ovarialhålighetens botten, ett på hvardera sidan om den till en början ännu ofullständiga skiljeväggen. Först senare bli äggen hängande och synas då insererade i skiljeväggens öfre parti, ett förhållande, som förorsakas däraf, att den nedom fröanlagens insertionspunkt belägna delen af placentan starkt förlänges och därvid lyfter de båda fröanlagen

uppåt. Samtidigt med att på detta sätt fröanlagen lyftas upp från ovariets botten tillväxa desamma ansevärt i längd, däremot mycket obetydligt i tjocklek. Vid denna längdtillväxt prässas deras proximala del — från placentan räknadt — utåt och nedåt, medan det distala partiet fortfarande bibehåller sin ursprungliga riktning. Från det efterhand allt mer och mer nedtryckta och till slut rakt nedåtriktade proximala partiet af fröanlaget stammar det blifvande fröets funiculus, medan dess nucellus, som redan från sin anläggning är uppåtriktad, leder sin uppkomst från fröanlagets distala parti. *Fig. 3* representerar ett längdsnitt genom ett fröanlag just vid den tidpunkt, då skillnaden mellan funiculus och nucellus först börjar framträda. Från midten af placentan springa de två opponerade fröanlagen fram i ovarialhåligheten såsom jämntjocka, cylindriska, tvärt vinkelböjda cellkomplex. *Fig. 4*, som ger en starkare förstörad bild af det ena fröanlaget i *Fig. 3*, visar, att fröanlagen ännu stå kvar på rent embryonalt stadium. Dess ännu ej till typisk epidermis utdifferentierade dermatogen fortsättes direkt i placentans, och äfven dess under dermatogenet liggande, i regelbundna rader ordnade cellager ansluta sig till motsvarande skikt i placentan. Fröanlagets celler äga för öfrigt ogrumlade alla de egenskaper, som utmärka embryonala celler. Tätt och utan intercellularrum äro de lagrade intill hvarandra samt fyllda af protoplasma, som ej visar spår af cellsaftvakuoler. Deras kärnor äro svällande och kromatinrika samt försedda med en väl utvecklad nucleolus. Någon apical, subepidermal initialcell för den blifvande embryosäckmodercellen har ännu ej börjat utdifferentieras, utan alla subepidermala celler i fröanlagets topp hafva ännu fullt vegetativ karaktär. Ej heller kan någon antydan till integumentbildning spåras.

2. Makrosporangiets uppkomst.

Länge bibehåller emellertid icke det unga fröanlaget detta odifferentierade, primitiva utseende. Redan innan ännu antydan till integumentbildning kan skönjas, utdifferentieras i fröanlagets spets i cellskiktet omedelbart under epidermis en apical cell, som högst väsentligt skiljer sig från sina grannar. Det är det blifvande makrosporangiets arche-sporcell. Såsom af *Fig. 5* framgår, är archesporcellen till storleken vida öfverlägsen de öfriga cellerna. Den afviker emellertid från dessa äfven i kvalitativt hänseende. Dess protoplasma är betydligt tätare, men särskildt framträda olikheterna i fråga om kärnan. Denna är nämligen

betydligt större och fylligare, rikare på kromatin och försedd med mycket större nucleolus än hos granncellerna, såsom för öfrigt ju i allmänhet är fallet med archesporceller.

När den subepidermala archesporcellen nått sin fulla utveckling, ger den genom en delning, hvilken af allt att döma försiggår som en normal, somatisk delning, upphof till två celler, en öfre, täckcell, och en undre, embryosäckmodercell (*Fig. 6*). Af dessa inställer den undre för en lång tid sin verksamhet så till vida nämligen, att någon delning af densamma ej förekommer. Helt annorlunda är däremot förhållandet med täckcellen. Den delar sig nästan omedelbart efter sin uppkomst, och dess dotterceller ge sedan i sin ordning genom ytterligare delningar upphof till en hel mängd nya dotterceller, så att så småningom embryosäckmodercellen tränges allt längre ned från fröanlagets spets och skiljes från densamma genom en lång rad täckceller.

Täckcellerna erbjuda för öfrigt i fråga om det sätt, hvarpå de afskilja dotterceller, en del oregelbundenheter. Vid den primära täckcellens delning ligger delningsplanet så godt som alltid parallelt med archesporcellens delningsplan, så att sålunda på detta stadium i fröanlagets topp under epidermis uppstår en rad af tre celler, hvilka genom sin storlek och sitt innehåll afvika från de öfriga (*Fig. 7*). Den understa af dessa tre celler, hvilken särskildt är utmärkt genom betydligare storlek och större kärna med mycket kraftigt utbildad nucleolus, är den vid archesporcellens delning uppkomna undre dottercellen, den blifvande embryosäckmodercellen. De två öfriga cellerna ha uppstått genom delning af den primära täckcellen. De ha betydligt mindre cellkärna än embryosäckmodercellen, men dock betydligt större än fröanlagets öfriga celler, från hvilka de för öfrigt skarpt afgränsas genom sin tätare plasma. Dessa två täckceller dela sig sedan vidare i allmänhet i samma plan som förut, så att de komma att bilda en enkel cellrad ofvan embryosäckmodercellen. I *Fig. 8* har den öfre af de två täckcellerna undergått delning, så att täckcellerna till antalet äro tre. *Fig. 9*, som representerar ett genom samma plan som *fig. 8*, alltså tangentiellt förddt längdsnitt, ger emellertid vid handen, att ej alltid täckcellernas första delningar försiggå i samma plan. Inalles finnes på detta snitt ofvan embryosäckmodercellen 4 täckceller, hvilka uppstått på följande sätt. Den primära täckcellen har delat sig i planet a—a. Af de vid denna delning uppkomna dottercellerna har den undre ej delat sig. Den öfre har ej, såsom i *fig 8* är fallet, delat sig i ett med a—a parallelt plan, utan

genom väggen b i ett mot planet a—a vinkelrätt sådant. Af de två härvid bildade dottercellerna har den ena sedan ytterligare delat sig. Här har sålunda den andra delningen i täckcellerna utförts efter ett plan, vinkelrätt mot delningsplanet vid den första mitosen. I allmänhet förekommer dock icke ett sådant delningsschema, utan täckcellerna utgöra blott en enda enkel rad af celler, uppkomna genom delningar i samma plan som den primära täckcellen (*Fig. 10*). Ganska ofta förekommer dock, att vid den tredje eller, ännu oftare, vid någon af de därpå följande mitoserna delningsplanet faller som i *fig. 9*. *Fig. 11* visar sålunda ett förhållande, snarlikt det i *fig. 9* afbildade, och i *Fig. 12* bilda täckcellerna en cellrad, som nedtill är enkel, men hvars öfversta cellvåning afdelats i två celler. Mera sällan — jag har blott observerat ett enda fall — sker äfven den primära täckcellens första delning efter ett plan, som står vinkelrätt på archesporcellens delningsplan, hvarvid tydligen täckcellraden redan från början blir dubbel (*Fig. 13*). Sådana fall äro dock säkerligen att betrakta som sällsynta undantag, och i allmänhet torde därför också täckcellerna, åtminstone omedelbart ofvan embryosäckmodercellen, bilda en enkel cellrad.

I alla de nu beskrifna fallen har det gällt täckcellernas förhållande, sådant detsamma framträder på tangentiala längdsnitt, d. v. s. sådana, som gå parallellt med fruktämnets största bredd och sålunda gå genom båda fröanlagens längdaxel. Lägges emellertid ett längdsnitt parallellt med skiljeväggen, erhållas helt andra bildar, och i regel framträda då täckcellerna som en dubbel cellrad (*Fig. 14*). I själfta verket är det också sannolikt, att täckcellerna utom de horizontala och vertikala delningarne äfven undergå tangentiala, så att i själfta verket täckcellerna *alltid* bilda en dubbel rad. Ja uteslutet är icke, att denna dubbelrad genom sådana delningar som de i *figg. 11* och *14* skildrade blir till och med fyrdubbel, antingen i hela sin längd eller blott upptill.

3. Integumentbildningen.

»Bezüglich der Integumente ist bekannt, dass das äussere sich vor dem inneren entwickelt», säger SCHWEIGER (05) om Euphorbiaceerna i allmänhet och sålunda också i fråga om *Mercurialis*. Detta uttryck är visserligen dunkelt så till vida, att det kan betyda, dels att det yttre integumentet hinner till full utveckling före det inre, och dels att det anlägges tidigare, men å andra sidan torde det vara utom allt tvifvel,

* att SCHWEIGER i anslutning till den gängse uppfattningen syftar på den senare af de båda tydningssmöjligheterna. Hvad då först beträffar tiden för integumentens första framträdande, varierar den något. I allmänhet kan emellertid sägas, att de första spåren till integumentbildning framträda, när 2 à 3 täckceller afskiljts, såsom framgår af *Figg. 7 och 8*. Och om vi hålla oss till det inre integumentet, så framgår det af en jämförelse mellan *Figg. 15 och 8*, att än börjar integumentbildningen på fröanlegats utsida, än tyckes dess bildning börja något tidigare på den sida af fröanlaget, som vetter mot funiculus. Liknande inkonstans kan äfven med lätthet påvisas i fråga om den inbördes tidsordningen vid det yttre och inre integumentets första framträdande. Jämföra vi sålunda *Figg. 8 och 7*, hvilka representera längdsnitt genom de två fröanlagen i samma fruktämne, så finna vi, att i det ena fröanlaget (*Fig. 7*) det yttre integumentet (y) är vida längre avanceradt än det inre (i) och faktiskt anlägges före detta, såsom det i allmänhet uppgifves för Euphorbiaceerna. Gå vi emellertid till det andra fröanlaget (*Fig. 8*), så se vi, att här det inre integumentet, åtminstone på fröanlagets utsida, är minst lika långt hunnet i utveckling som det yttre och med största sannolikhet är anlagdt minst lika tidigt som detta. Och i andra fall åter är det utom allt tvifvel, att *det inre integumentet anlägges före det yttre*. I *Fig. 15* ha vi ett exempel härpå. Af integumenten finnes nämligen här blott det inre anlagdt. På utsidan af fröanlaget framträder detsamma blott föga (i'), på insidan däremot har det hunnit utveckla sig till en skarpt markerad, från fröanlaget utskjutande vall (i''). Af det yttre integumentet finnes däremot ännu icke något spår. Detsamma, som skulle ha framträdt på fröanlagets utsida ungefär vid den med (X) betecknade punkten, är icke ens antydtt genom påfallande radiärsträckning af epidermiscellerna, än mindre genom i detsamma vinkelrätt mot längdaxeln uppträdande delningar. I detta fall är det därför utom allt tvifvel, att det inre integumentet helt normalt anlägges före det yttre. Helt olika förhålla sig emellertid integumenten under senare stadier af deras utveckling. Det inre integumentet tillväxer nämligen ytterst långsamt, medan däremot det yttre skjuter mycket hastigt uppåt och därvid snart nog växer förbi det inre (*Fig. 16*). De förhållanden, som framträda hos fröanlag på detta utvecklingsstadium, d. v. s. ungefär vid tiden för tetraddelningen, inbjuda därför osökt till den uppfattningen, att det yttre, väl utvecklade integumentet alltid *anlägges* före det inre. I fråga om integumentens vidare utveckling, upp-

komsten af caruncula och obturator, erbjuda dessa för Euphorbiaceerna karaktäristiska bildningar intet särskildt af intresse utöfver hvad som af SCHWEIGER (05) meddelats.

4. Reduktionsdelningen.

Genom bildningen af täckcellerna tränges som nämnt embryo-säckmodercellen djupt ned i fröanlaget, så att en mäktig cellväfnad skiljer densamma från dettas topp. Genom sin betydliga storlek framträder den skarpt mot täckcellerna och äfven mot nucellus' öfriga vegetativa celler. Dess kärna, som redan vid urmodercellens första delning har en dominerande storlek, tillväxer efter hand allt mer och mer, och under den långa hviloperiod, som föregår tetraddelningen, försiggå i densamma genomgripande förändringar. Medan nämligen nucellus' vegetativa cellkärnor ha kromatinmassan fördelad på ett antal knutpunkter, hvarom i en följande afdelning närmare skall ordas, är kromatinsubstansen i embryosäckmodercellens kärna mindre distinkt fördelad.

Så småningom inträder densamma i ett stadium, då dess kromatiska substans bildar en mer eller mindre hopgyttrad, trådig massa, som visar en viss tendens att ansamla sig kring nucleolus och samtidigt trängas ihop till kärnans ena sida (*Fig. 17*) eller kanske snarare bildas genom ensidig anhopning af hela kärnnätet, i enlighet med hvad LEWIS (08) nyligen funnit hos *Pinus* och *Thuja*.

Tydligen ha vi här att göra med det bekanta synapsisstadiet, om än icke så typiskt utbildadt här som hos andra växter vanligen är fallet. Hopgyttringen af kromatinmassan gör en undersökning af densamma ytterligt svår. Man vore frestad att i *Fig. 18* se ett bevis för, att under detta stadium kromatinsubstansen utgör en sammanhängande tråd, såsom t. ex. MURBECK (02 b) observerat hos *Ruppia rostellata*. Fullkomligt uteslutet är ju icke heller detta; dock synes kärnstrukturen omedelbart efter synapsisstadiet med bestämdhet tala för, att så icke är förhållandet, utan att synapsisnystanet är uppbyggt af sinsemellan mer eller mindre själfständiga element. När nämligen den synaptiska kromatingyttringen omedelbart före reduktionsdelningen luckras upp (*Fig. 19*), bildar kromatinsubstansen alldeles bestämdt icke en enda sammanhängande tråd, utan visar sig bestå af flera från hvarandra skilda slyngor. Ännu tydligare framträder detta förhållande i *Fig. 20*, som visar en kärna på något äldre stadium än *Fig. 19*. Vi se här ett relativt litet

antal kromatintrådar med fria ändar och som det vill synas af dubbel natur. Det skulle vara ett studium för sig att mera ingående följa kromatinmassans utveckling från synapsis och i detalj iakttaga utsöndringen af embryosäckmodercellens kromosomer eller kanske rättare dubbelkromosomer, ty med all sannolikhet äro slyngorna i *Fig. 20* dylika, uppkomna genom en kopulation af två och två. Den tendens till längsdelning af kromatinslyngorna, som iakttages omedelbart efter synapsis, torde nämligen icke vara uttryck för en längsdelning af enkelkromosomer, utan snarare betyda ett aflägsnande från hvarandra af kromosomer, som under synapsis parvis träda i intim förbindelse sinsemellan. Frågan härom får jag emellertid lämna oafgjord. Ur dessa slyngor framgå emellertid de definitiva kromosomerna genom en stark kontraktion och framträda slutligen som runda eller något aflånga bildningar, som till en början ligga förenade till par, i hvilka de båda kontrahenterna till en början stå i förbindelse med hvarandra genom fina trådar (*Fig. 21*). Om det antagandet är riktigt, att de i *Fig. 20* afbildade kromatintrådarna äro dubbelkromosomer, är det mer än sannolikt, att kromosomparen i *Fig. 21* stamma hvardera från en dylik dubbelkromosom.

Ännu, när dessa kromosompar hafva ingått i den heterotypiska kärnplattan, är den följande »homöotypiska» kärndelningen icke inledd, utan kromosomerna synas fullkomligt homogena och utan spår till längsdelning (*Fig. 22*). De förhålla sig i öfrigt normalt, d. v. s. halfva antalet vandrar åt den ena polen, halfva antalet åt den andra (*Fig. 23*). Hvarje dotterkärna får på detta sätt efter reduktionsdelningens första fas, den s. k. heterotypiska delningen, hälften af det somatiska kromosomtalet (*Fig. 24*). I en föregående uppsats (08) har jag angifvit det reducerade kromosomtalet vara 6; det somatiska således 12. Nyligen har emellertid STRASBURGER (09) under hänvisning till figurer (4—6, Taf. 4) funnit det somatiska kromosomtalet vara 14. De figurer, hvilka illustrera det STRASBURGERSKA kromosomantalet, synas mig emellertid ej fullt bevisande, så mycket mera som *Fig. 6*, hvilken representerar en kärnplatta, sedd från polen, och till hvilken STRASBURGER p. 520 refererar, just har 12 kromosomer. De efterundersökningar, som jag anställt med anledning af STRASBURGERS uppgift, bekräfta tillfullo riktigheten af min föregående uppgift. Jag vill här icke referera till figurer öfver somatiska delningar, alldenstund kärnans ringa storlek lätt nog kan föranleda misstag vid bestämningen af kromosomantalet. *Figg. 21, 23,*

24 torde emellertid vara bevis nog för, att vid reduktionsdelningen i embryosäckmodercellen det reducerade kromosomtalet är 6. Samma resultat har jag erhållit vid reduktionsdelningen i pollenmodercellerna. *Figg. 25* och *26* visa två pollenkärnor omedelbart efter reduktionsdelningen. *Fig. 25* stammar sålunda från en pollentetrad, där de fyra dotterkärnorna ännu äro förbundna med hvarandra genom akromatiska spindeltrådar. De något aflånga kromosomerna äro som synes 6.

Samma är förhållandet i *Fig. 26*, som visar en kärna från samma snittserie som föregående *Fig.* Ifrågavarande kärna var belägen midt i snittet, så att sålunda möjligheten af att någon del af densamma skulle befinna sig på något angränsande snitt är totalt utesluten. De aflånga kromosomerna äro här med bestämdhet ej flera än 6. Och samma har förhållandet visat sig vara i alla andra kärnor ur pollentetrader omedelbart efter reduktionsdelningen. Jag kan sålunda icke finna annat än att den STRASBURGERSKA uppgiften af 14 somatiska kromosomer måste bero på ett misstag; alla de räkningar, som jag anställt, ha samtliga talat för tillvaron af blott 12 somatiska kromosomer.

Den heterotypiska kärndelningen i embryosäckmodercellen resulterar sålunda i uppkomsten af två kärnor, hvardera med 6 kromosomer. Delningsplanet är vid denna delning alltid vinkelrätt mot modercellens längdriktning, så att två öfver hvarandra liggande celler uppstå (*Fig. 27*). Dessa båda celler bilda mellan sig en fullständig skiljevägg, innan ens den därpå följande homöotypiska delningen börjar antydas. Egendomligt nog tyckas också de båda dotterkärnorna efter den heterotypiska delningen ingå i ett hvilostadium, innan den homöotypiska börjar. Detta förhållande torde böra sättas i samband med hvad förut anmärkts, nämligen att i kärnans postsynaptiska stadier någon längsklyfning af kromosomerna icke är antydd. Möjligen ligger häri orsaken till förseandet af den homöotypiska delningen.

I hvarje fall försiggår denna förr eller senare, som det vill synas emellertid tämligen oregelbundet.

I många fall blir sålunda den öfre af de båda dottercellerna efter, så att exempelvis dess kärna befinner sig i metafase, medan den undre redan gifvit upphof till två fullständigt skilda celler. Den undre af de båda ursprungliga dotterkärnorna delar sig alltid efter samma plan som modercellen. Den öfres delningsplan däremot är mycket växlande. I regel ligger detsamma snedt, så att den färdiga »tetraden» får det utseende, som visas af *Fig. 28*. Normalt förhåller sig sålunda *M. annua*

vid tetraddelningen alldeles på samma sätt som *Ruppia rostellata* (MURBECK 02 b), ett förhållande så mycket mera anmärkningsvärdt, som det samma blott sällan synes beaktadt ¹⁾. Stundom ligger delningsplanet emellertid vinkelrätt mot öfriga delningsplan i modercellen. Vi få då bilder sådana som Fig. 29. I hvarje fall sönderfaller emellertid embryosäckmodercellen i 4 dotterceller, liksom också pollenmodercellen. Äldre uppgifter, att blott 3 i rad öfver hvarandra liggande celler uppstå, bero säkerligen på ett misstag, och för öfrigt ett lätt förklarligt sådant. JÖNSSONS (80) uppgift, att 3 dotterceller bildas, skulle möjligtvis kunna förklaras därigenom, att den öfre af de ursprungliga två dottercellerna blifvit så långt efter, att dess delning ännu ej ens börjat, innan den undres afslutats. Sannolikare blir emellertid förklaringen, om man utgår från Fig. 29. Tänker man sig nämligen detta snitt skuret longitudinellt i en riktning, vinkelrät mot den på figuren, skulle man tydligen få en bild, som visade 3 öfver hvarandra liggande celler. MURBECKS (02 b) förmodan, att »bei diesem oder jenem der zahlreichen Angiospermen, wo angeblich nur drei definitive Tochterzellen entstehen, diese Angabe eben auf der . . . Lage der obersten Theilungswand beruhen kann» (l. c. p. 13), bekräftas till fullo af förhållandena hos *M. annua*.

Likaledes torde VESQUE'S (79) bilder öfver tetraddelningen, enligt hvilka blott 3, i rad liggande celler uppstå ur embryosäckmodercellen, kunna förklaras på samma sätt. Märkvärdigt nog påstår emellertid äfven STRASBURGER (09), att efter reduktionsdelningen i embryosäckmodercellen, då en större, undre och en mindre, öfre dottercell bildats, blott den förre åter delar sig, så att en rad af blott tre celler bildas (Taf. 4, Fig. 15). Såsom af mina Figg. 28—29 framgår, torde emellertid STRASBURGERS figur antingen kunna förklaras på samma sätt som de båda anförda författarnes eller också af hvad jag ofvan anført, nämligen att den öfre af de båda dottercellerna ofta blir efter i delningen. Möjligtvis kan dock denna efterblifning gå så långt, att delningen helt och hållet undertryckes; i hvarje fall får en dylik ofullständig »tetraddelning» icke betraktas såsom en normal företeelse, utan representerar blott ett sällsynt undantagsfall.

¹⁾ I fråga om hithörande litteratur se MURBECK (02 b).

5. Embryosäckens utveckling.

Af de fyra vid reduktionsdelningen uppkomna dottercellerna utvecklas som vanligt den understa till embryosäck. De tre öfre resorberas så godt som omedelbart, så att, då den encelliga embryosäcken börjar tillväxa, af dess systerceller blott rester finnas kvar. På samma sätt resorberas äfven de vid öfre ändan af embryosäcken liggande, vegetativa nucellarcellerna. Den primära embryosäcken (*Figg. 30, 31*) tillväxer emellertid, i synnerhet på längden (*Fig. 32*). Dess plasma är till en början tät, dess kärna visar en liflig tillväxt. På detta stadium kan man med lätthet påvisa 6 kromatiska element, tydligen motsvarande det reducerade kromosomtalet. Efter en kort hviloperiod delar sig på vanligt sätt dess kärna i två, hvilka helt normalt vandra till hvar sin pol af embryosäcken, medan embryosäckens plasma i midten visar en stor vacuol (*Fig. 33*). Efter kort tid skrida sedan de båda kärnorna till delning, hvarvid åter i hvarje kärna 6 kromosomer framträda (*Fig. 34*). Resultatet af delningen blir 4-kärnig embryosäck (*Fig. 35*), som genom en ytterligare delning öfvergår till en 8-kärnig (*Fig. 36*). De 8 kärnorna i denna förhålla sig i allmänhet på normalt sätt, så att en embryosäck af den vanliga typen erhålles (*Fig. 37*). De båda polkärnorna sammanträffa omedelbart under äggcellen och sammansmälta med hvarandra till en enda centralkärna redan långt före befruktningen (*Fig. 38 a*). Af äggapparatens 3 celler har äggcellen alltid den typiska punglika formen med kärnan liggande invid spetsen i en jämförelsevis tät plasmamassa. Synergidernas utseende däremot är mera växlande. I *Fig. 37* känna vi igen den typiska synergidstrukturen med plasman och kärnan liggande i cellens öfre del, medan den nedre upptages af en stor vacuol. I *Fig. 39* däremot saknar plasman vacuolbildning; den är allt igenom tät och med en opak glans; kärnan ligger ovanligt nog i synergidernas nedre ända. Liknande förhållande med afseende på kärnans läge visar *Fig. 38 b*. Här uppträder emellertid i plasman ofvan kärnan mer eller mindre skarpt markerade vacuolbildningar, så att synergiderna, som dessutom äro fästade med jämförelsevis smal bas, få ett utseende, som starkt påminner om äggcellens. Man får nästan det intrycket, att synergiderna ingenting annat vore än små äggceller, som till det yttre icke uppvisa några speciella från äggcellen afvikande strukturegenskaper. Faktum är också, att i vissa anomala

embryosäckar äggapparatens olika komponenter tyckas vara föga skilda sinsemellan och sannolikt är också, att i dylika fall någon fysiologisk differentiering lika litet förekommer som någon morfologisk. I hvarje fall kunna förhållandena vara sådana, att ingenting i äggapparatens strukturförhållanden ger någon ledning för afgörande af hvad som morfologiskt bör anses som äggcell eller synergider. *Figg. 40 a, 40 b och 40 c* representera sålunda tre på hvarandra följande snitt genom öfre delen af en abnorm embryosäck. Utom den stora centralkärnan, nedest i *Fig. 40 a*, ligga här i embryosäckens öfre ända i stället för de 3 vanliga 5 stycken, som väl alla få anses bilda äggapparatens. Att emellertid afgöra hvilken af dessa fem, som bör betraktas som äggcell, och hvilka, som böra anses vara synergider, torde vara vanskligt nog. Möjligen är den undre cellen i *40 b* till sin struktur närmast lik en normalt utbildad äggcell, och möjligen har den också en dyliks fysiologiska egenskaper. Dess relativt stora kärna synes tyda på, att så är förhållandet, men säkert är det icke. Troligen ha emellertid dessa fem celler uppstått därigenom, att i den odifferentierade trecellgruppen efter öfre polkärnans afskiljande två af kärnorna undergått en extra delning, medan den tredje förblifvit odelad. Om emellertid denna tredje varit den kärna, som ursprungligen varit ämnad till äggcell, eller om det varit en af dem, som normalt skulle varit designerad till en synergid, låter sig icke afgöra. *Figg. 41 a och 41 b* ge exempel på ännu en anomali. De båda *Figg.* visa två på hvarandra följande snitt med tillsammans sju kärnor i »äggapparatens». Af dessa synes den nedersta i *Fig. 41 a* ligga i en cell, som till sina morfologiska karaktärer mest påminner om en äggcell, och i *Fig. 41 b* ha de två kärnorna närmast embryosäckens vägg ett läge, som påminner om kärnornas normala läge i synergidcellen. Sannolikt ha emellertid alla kärnorna uppkommit genom delningar, innan ännu äggcellen utdifferentierats, i hvarje fall innan cellerna i äggapparatens omgifvits med någon membran. Möjligt är också, att delningen ägt rum, innan någon öfre polkärna afsöndrats, i hvilket fall sålunda centralkärnan i *Fig. 41 b* skulle representera den nedre, från antipoderna kommande polkärnan. Är denna tydning riktig, torde sålunda de tre af de 4 kärnorna i embryosäckens öfre ända ha undergått en extra delning, medan den fjärde — den nedersta i *Fig. 41 a*? — blifvit odelad.

6. Förekommer parthenogenetisk embryobildning?

Såsom redan (pag. 1) omnämnts, är iakttagelsen, att isolerade ♀-plantor af *M. annua*, hvilka skyddats för befruktning från i närheten växande ♂-individ, kunna frambringa en viss, låt vara obetydlig procent grobara frön, af mycket gammalt datum.

Redan 1711 omnämner GEOFFROY, att han på isolerade plantor af »le mercuriale à fruit» fått ett antal fruktämnen att trots uteblifven pollination utveckla sig. På hvar och en af de använda försöksplantorna erhöll han »— — — — cinq ou six — — — —, qui m'ont paru fort saines & capables de reproduire de nouvelles plantes». (p. 294).

Redan långt förut hade emellertid CAMERARIUS (1694), den berömda grundläggaren af läran om växternas sexualitet, anställt liknande försök med isolerade ♀-plantor af *M. annua*, men därvid kommit till ett helt motsatt resultat. I afsikt att experimentellt påvisa, att äfven i växtriket två kön måste samverka, för att ett embryo skall kunna uppstå, isolerade CAMERARIUS ♀-individ af diverse dioica växter, bland dem äfven *Mercurialis annua*¹⁾. Han fann då, att dessa isolerade ♀-plantor af *M. annua* visserligen utbildade fruktämnen i riklig mängd, men att intet enda af dessa nådde full utveckling, följaktligen ej heller innehöll något embryo.

Till samma resultat kom enligt REGEL (59) äfven SPALLANZANI (1785), som åren 1767—79 gjorde talrika experimentella iakttagelser öfver befruktningen hos både växter och djur. Alla ♀-blommor på SPALLANZANI'S *Mercurialis*-plantor föllo af, utan att något enda grobart frö utvecklades, så länge nämligen ♀-plantorna höllos isolerade från ♂-liga individ²⁾.

¹⁾ Att det verkligen är *M. annua* och ej *M. perennis*, som CAMERARIUS använt för sina försök, framgår, äfven om det ej af CAMERARIUS uttryckligen framhållits, bl. a. däraf, att de olika plantorna sägas utbilda en *stor mängd* fruktämnen.

²⁾ Enligt Ramisch (35), som äfven omnämner SPALLANZANI'S undersökningar och därvid, pag. 7, citerar »Fisica animale e vegetabile III; 327», hvilket arbete han dock förklarar sig icke känna, skulle SPALLANZANI ha erhållit mogna frön på isolerade ♀-plantor. Då jag emellertid icke lyckats erhålla vare sig SPALLANZANI'S originalarbete eller SENEBIER'S öfversättning af detsamma, har det varit mig omöjligt att afgöra, hvilken uppgift, REGEL'S eller RAMISCH'S, som är den rätta. Det synes emellertid troligt, att REGEL'S är den riktiga.

Äfven ALSTON skall enligt REGEL (l. c. p. 7) ha erhållit mogna frön från isolerade ♀-plantor.

LECOQ (27), som observerat dels kastrerade, hermaphrodita, dels äfven dioica blommor af ett flertal species, anger, dock med en viss reservation, att bl. a. *M. annua* trots uteblifven befruktning kan utbilda mogna frön ¹⁾.

Synnerligen intressanta och, som det synes, mycket omsorgsfulla undersökningar utfördes af RAMISCH åren 1833—37. Af en tillfällighet hade RAMISCH i några blomkrukor, som han hade stående i sin bostad, fått med några frön af *Mercurialis annua*, af hvilka två utvecklade sig till ♀-plantor, de öfriga, hvilka genast förstördes, till ♂-plantor. Det visade sig snart, att dessa ♀-plantor, hvilka enligt RAMISCH omöjligen kunnat befruktas från ♂-individ, då sådana ej funnos i närheten, satte ett ej obetydligt antal, till utseendet grobara frön. Trots noggranna iakttagelser lyckades det icke att på dessa båda ♀-plantor upptäcka en enda ♂-blomma, hvarför RAMISCH, nästan mot sin vilja, tvangs till antagandet, att de frön, han erhållit, hade utbildat sig utan föregående befruktning.

De sålunda utan befruktning erhållna fröna utsåddes följande år och grodde normalt, hvarvid utom ♀-liga individ erhöles några ♂-individ, hvilka emellertid, jämte sådana ♀-plantor, på hvilka en och annan ♂-blomma upptäcktes, genast förstördes. De kvarblifvande, rent ♀-liga individen höllos, liksom föregående årets försöksplantor, isolerade, men trots detta satte de ett ganska stort antal grobara frön. RAMISCH fortsatte undersökningarna under 4 på hvarandra följande år och erhöill ständigt samma resultat, att nämligen på talrika, rent ♀-liga individ utbildades utan föregående befruktning en stor mängd fullmogna, grobara frön.

Äfven NAUDIN (56) erhöill på isolerade ♀-plantor af *Mercurialis annua* en ej obetydlig mängd grobara frön. Mycket bestämdt anger NAUDIN, att bland dessa ♀-blommor, som utan befruktning utvecklade grobara frön, ej fanns en enda ♂-blomma; men trots detta utbildades på de 8 försöksplantor, han använde, ej mindre än 50 fullmogna frön.

REGEL (59), som för öfrigt redan a priori betraktar de af RAMISCH och NAUDIN erhållna resultaten med en viss skepsis, anställde försök

¹⁾ Enligt *De Candolle*: *Physiologie végétale ou exposition des forces et des fonctions vitales des végétaux*. Tome II. Paris 1832. pag. 512.

med 3 ♀-plantor. Alla tre utvecklade emellertid talrika ♂-blommor ibland de rent ♀-liga, hvilket förhållande föranledde honom att frändöma såväl RAMISCH's som NAUDIN's uppgifter allt värde. Att RAMISCH och NAUDIN erhållit positiva, för fröbildning utan befruktning talande resultat, beror, menar REGEL, helt enkelt därpå, att dessa accessoriska ♂-blommor förbisetts.

Sammalunda påstår också HEYER (84), att embryobildning utan befruktning icke förekommer.

I nyare tid synas, som redan omnämnts i inledningen, de RAMISCH-NAUDINSKA resultaten ha bekräftats af KERNER (91). Som redan nämnt, vidtog KERNER det försiktighetsmättet att för sina försök välja en sådan plats, där ♂-individ af både *M. annua* och *perennis* saknades på flera mils omkrets. Därmed har KERNER gifvetvis undanröjt en af de viktigaste faktorer, som kunna verka störande på de erhållna resultaten. Någon pollination från rent ♂-liga *Mercurialis*-plantor har nämligen icke kunnat komma i fråga. Om de grobara frön, som KERNER faktiskt i stor mängd erhöi från dessa isolerade ♀-plantor, verkligen utbildats på normalt sätt efter skedd befruktning, så måste en sådan ha åstadkommits genom på ♀-plantorna själfva uppträdande, accessoriska ♂-blommor. Sådana tillfälliga ♂-blommor ha emellertid från och till uppträdt på de KERNER'ska försöksplantorna, men då dessa noggrannt observerats, ha sporadiskt uppträdande ♂-blommor redan i knoppstadium oskadliggjorts. KERNER anser det därför vara bevisadt, att de grobara frön, som erhållits, verkligen utvecklats utan föregående befruktning, d. v. s. på apogam väg. Tyvärr redogör emellertid KERNER ej tillräckligt detaljeradt för försöksanordningarna. Det framgår ej af hans framställning, huruvida hvarje planta har odlats för sig, eller om han använt »Dichtsaatkulturen.» Blott i det fall, att kulturerna anordnats så, att hvarje planta kunnat minutiöst granskas, kan naturligtvis full beviskraft tillerkännas de KERNER'ska uppgifterna. I täta bestånd låter det sig nämligen, enligt hvad jag af egen erfarenhet funnit, näppeligen göra att underkasta de olika individen en så noggrann granskning som erforderligt är för ett fullt entydigt bedömande af de erhållna resultaten.

Ännu senare har BITTER (04) äfven mycket bestämdt uttalat sig för förekomsten af »parthenogenesis» hos *M. annua*. Helt kort omnämner nämligen BITTER, att *M. annua* i motsats till *M. perennis* är i tämligen hög grad »parthenogenetisk». Huruvida emellertid embryobildningen verkligen är parthenogenetisk i modern bemärkelse, har

emellertid BITTER, enligt hvad af hans framställning tycks framgå, icke cytologiskt undersökt. Innebörden af BITTERS uppgift torde helt allmänt vara, att *M. annua* utan befruktning kan frambringa grobara frön. Senare har emellertid BITTER (09) kommit till den uppfattningen, att fertiliteten af isolerade ♀-plantor torde hänföras till på desamma uppträdande ♂-blommor. Enligt KRÜGER (08) skulle dock verkligen frön kunna utbildas trots uteblifven befruktning. Till motsatt uppfattning har dock nyligen STRASBURGER (09) kommit. STRASBURGER har angripit problemet från embryologisk-cytologisk sida, men därvid icke kunnat finna några bevis för, att någon form af apogami föreligger.

Jag öfvergår nu till mina egna undersökningar. Det material, som jag använt för mina försök, har jag dels insamlat från i Lunds Botaniska Trädgård befintliga *M. annua*-kolonier, dels erhållit från åtskilliga andra botaniska trädgårdar. Tidigt på våren 1905 insamlade jag sålunda från en här befintlig koloni ungefär 30 helt unga plantor, på hvilka ingen enda ♀-blomma hunnit komma ur knoppstadiet. Dessa unga plantor förflyttades därefter till ett ställe i trädgården, åtminstone 150 meter aflägsset från närmaste *M. annua*-bestånd. Då emellertid icke ens ett dylikt afstånd kan anses vara fullt betryggande gentemot pollen-öfverföring, vare sig genom vinden eller genom insekter, från på andra ställen i trädgården växande ♂-individer, inneslötos försöksplantorna i en ungefär 1 m. lång, $\frac{1}{2}$ m. bred och lika hög tygbur, försedd med ett tätt slutande glastak. Anordningen var tydligen sådan, att öfverföring af pollen från utomstående ♂-individer till de inneslutna ♀-plantorna omöjligt kunde äga rum.

Plantorna utvecklade sig raskt, sköto hastigt upp med längledade, raka, föga grenade och något slanka stjälkar, såsom ju öfverhufvud måste bli fallet, då plantor odlas under mer eller mindre etiolierande förhållanden. En stor mängd af fruktämnena nådde en ganska betydande storlek, så betydande till och med, att man kunde vänta att i desamma finna ett tämligen långt avanceradt embryo, om apogami förekomme. Men å andra sidan vore de så jämnstora och likformiga, att man fick intrycket af, att de samtliga hade uppnått sin maximalstorlek och voro oförmögna att utveckla sig vidare. Jämte dessa, till utseendet fullt lifskraftiga fruktämnen funnos en mängd andra, som redan stannat i utvecklingen, gulnat och skrumpnat, och hvilka höllo

på att falla af eller redan hade gjort detta. I midten af Juli insamlade jag från fem af försöksplantorna cirka 300 fruktämnen af det först omnämnda slaget; de fixerades med FLEMMINGS koncentrerade lösning och undersöktes cytologiskt. Det visade sig då, att fruktämnenas osedvanliga storlek berodde på en viss grad af parthenokarpisk tillväxt. I intet enda af de 300 fruktämnena fann jag ens den allra svagaste antydan till embryobildning. Embryosäcken, som, när den färdigbildats, är relativt kort och bred, hade visserligen tilltagit kolossalt i storlek, särskildt i längd, i samma mån som fruktämnet parthenokarpiskt tillväxt, men detta embryosäckens tilltagande i storlek torde icke uteslutande bero på verklig tillväxt, utan förorsakas med största sannolikhet till betydande del af den rent passiva tånjning, för hvilken embryosäcken är utsatt under fruktämnets tillväxt. Dess innehåll gaf äfven stöd för en sådan uppfattning. Hela embryosäcken gjorde intryck af att vara starkt degenererad; dess kärnor, isynnerhet antipodernas, voro antingen helt eller delvis resorberade. Denna degeneration torde möjligen också vara en af orsakerna till, att färgningar med eljest så utmärkta tinktionsmedel som Saffranin-Gentianaviolett gafvo mycket klena resultat.

Vid midten af Juli hade således i intet enda fruktämne utbildats något embryo. En månad senare var däremot förhållandet ett helt annat. Vid undersökningen af försöksplantorna i midten af Augusti visade det sig nämligen, att nästan alla plantorna buro stora, svällande och fylliga fruktämnen, innehållande mer eller mindre långt avancerade embryon. En del plantor hade blott ett fåtal dylika, utvecklade fruktämnen; hos andra däremot funnos sådana i mycket riklig mängd. Vid närmare granskning af plantorna framgick emellertid, att denna rikliga fruktsättning ej med nödvändighet måste hänföras till en apogamiföreteelse, utan väl snarare torde vara framkallad på normalt sätt, genom befruktning. Inströdda mellan ♀-blommorna funnos nämligen ♂-blommor, hos somliga individ tämligen talrikt, hos andra mera sparsamt. Och klart är, att öfverföring af pollen från dylika *ambigua*-former till rent ♀-liga individ mycket lätt kunnat äga rum, icke minst kanske med tillhjälp af myror, som syntes i stora mängder löpa omkring på plantorna. Som en egendomlighet af stor betydelse må framhållas, att ♂-blommorna i alla observerade fall visat sig framkomma accessoriskt i gamla ♀-blomgyttningar vid sidan af betydligt äldre fruktämnen, i många fall mellan fullmogna sådana och dolda af dem, ett förhållande, som gör, att de relativt små och obetydliga ♂-blommorna mycket lätt undgå uppmärksam-

heten. På grund häraf, nämligen å ena sidan förekomsten af ♂-blommor i och för sig, å andra sidan dessas sporadiska framträdande särskildt mellan mycket långt avancerade ♀-blommor, var det tydligt, att några säkra resultat ej stodo att vinna med de ofvannämnda försöksplantorna, allraminst om de odlades tillsammans i mer eller mindre tät bestånd. Äfven om hvar och en planta hölls isolerad och odlades så, att en minutiös granskning af densamma kunde företagas, måste man ju ändå räkna med möjligheten af, att en eller annan ♂-blomma kunde undgå upmärksamheten och förrycka resultatet af försöken. Hufvudvillkoren för erhållandet af invändningsfria resultat borde följaktligen vara, att å ena sidan till försöksplanter utvaldes individ från sådana racer — en mångfald dylika finnas —, där accessoriskt uppträdande ♂-blommor fullkomligt eller i hvarje fall så fullständigt som möjligt saknas, samt å andra sidan, att »Dichtsaatkulturen» undvekos, så att hvarje planta för sig kunde noggrannt granskas.

En af de i härvarande botaniska trädgård förekommande *Mercurialis*-kolonierna syntes mig särskildt lämplig. De däri ingående individen visade sig nämligen vara totalt eller åtminstone i det allra närmaste fria från accessoriska ♂-blommor. Från denna koloni insamlade jag 38 helt unga ♀-plantor; de isolerades och planterades i krukor, med en planta i hvarje kruk. Plantorna, som till en början odlades på Botaniska Institutionen, men sedan, längre fram på hösten, flyttades till växthusen, utvecklade sig raskt. Någon pollination från ute på fritt land växande ♂-liga individ har absolut icke kunnat komma i fråga. Dagligen ha dessa 38 försöksplantor underkastats en noggrann och, särskildt på sista tiden — försöken varade från 16 Aug. 1905 till 1 Januari 1906 — tidsödande granskning, då ju ett sporadiskt uppträdande af ♂-blommor ej var absolut uteslutet. Under försöket observerades blott en enda accessorisk ♂-blomma, som emellertid oskadliggjordes före utslagningen. Trots sålunda, att någon pollination synbarligen icke ägde rum, utbildades ändock embryon i ett icke obetydligt antal fruktämnen, såsom framgår af följande tabell.

N:o	»Utan befruktning» utvecklade, embryo innehållande frukt- ämnena	Affallande frukt- ämnena utan em- bryobildning	A n m ä r k n i n g a r	
1	1	54	Inga ♂-blommor	
2	0	110	d:o	d:o
3	0	30	d:o	d:o
4	1	196	d:o	d:o
5	0	144	d:o	d:o
6	2	151	d:o	d:o
7	2	126	d:o	d:o
8	0	137	d:o	d:o
9	0	126	d:o	d:o
10	0	175	d:o	d:o
11	3	162	d:o	d:o
12	0	55	d:o	d:o
13	0	135	d:o	d:o
14	0	138	d:o	d:o
15	20	147	d:o	d:o
16	1	176	d:o	d:o
17	8	233	d:o	d:o
18	11	197	d:o	d:o
19	19	23	d:o	d:o † d. 30. 11. 05
20	2	143	d:o	d:o
21	19	74	d:o	d:o
22	2	8	d:o	d:o † d. 16. 10. 05
23	1	139	d:o	d:o
24	13	102	d:o	d:o
25	11	185	d:o	d:o
26	0	96	1 accessorisk ♂-blomma	
27	0	234	Inga ♂-blommor	
28	0	150	d:o	d:o
29	0	104	d:o	d:o
30	1	186	d:o	d:o
31	1	140	d:o	d:o
32	2	108	d:o	d:o
33	0	188	d:o	d:o
Tr:sp. 120 Tr:sp. 4372				

N:o	»Utan befruktning» utvecklade, embryo innehållande frukt- ämnen	Affallande frukt- ämnen utan em- bryobildning	A n m ä r k n i n g a r	
	Tr:sp. 120	Tr:sp. 4372		
34	2	129	Inga ♂-blommor	
35	0	168	d:o	d:o
36	1	182	d:o	d:o
37	1	132	d:o	d:o
38	1	119	d:o	d:o
	S:a 125	5102		

Af ofvanstående tabell framgår, att inalles 125 fruktämnen, innehållande embryon, utbildats på de använda försöksplantorna, medan ej mindre än 5102 blefvo sterila och föllo af, oförmögna till vidare utveckling. Af alla de fruktämnen, som på grund af sin ålder skulle under normala förhållanden kunnat utbilda frön, kommo sålunda i det närmaste blott 2,5 % till full utveckling. Tilläggas bör emellertid, att i en mängd fruktämnen blott ett enda frö utbildats, i det att fröanlaget i fruktämnenas ena rum skrumpnat. Af tabellen framgår äfven, att de 125 fruktämnen långt ifrån likformigt fördelats på de olika plantorna; 15 af plantorna ha ej utbildat ett enda grobart frö, och på de öfriga äro de »apogamt» utvecklade fruktämnen mycket ojämnt fördelade. Det säger sig emellertid själf, att ofvan meddelade tal icke kunna göra anspråk på att vara ett absolut uttryck för förhållandet mellan antalet fruktämnen och antalet fröbildande sådana. Hade försöket afbrutits en månad tidigare, hade siffrorna ställt sig annorlunda. Och samma hade förhållandet sannolikt äfven blifvit, om försöket fortsatts, och detta af ett särskildt skäl. Försöken afslutades nämligen icke blott därför, att plantorna genom rik förgrening o. d. blefvo svåra att kontrollera, utan framför allt, emedan plötsligt på en hel mängd plantor uppträdde stora mängder ♂-blommor. Det såg ut, som om en autoregulation af förhållandet mellan ♂- och ♀-blommor ägde rum, liksom om den stadigt uteblifna befruktningen framkallade ♂-blommor. En jämförelse mellan de isolerade plantorna och den koloni fritt växande, från hvilka de förra härstamma, har också visat, att de fritt växande utbildat ett ojämförligt mindre antal ♂-blommor än de isolerade.

Mina rent experimentella undersökningar tala sålunda afgjordt för

förekomsten af apogam embryobildning. I likhet med GEOFFROY (1711), ALSTON (enligt REGEL), LECOQ (27), RAMISCH (37), NAUDIN (56), KERNER (91), BITTER (04) och KRÜGER (08), har jag nämligen erhållit fortplantningsdugliga frön trots det att, som det synes, befruktning ej ägt rum. Å andra sidan förneka emellertid CAMERARIUS (1694), SPALLANZANI (1785), REGEL (59), HEYER (84), BITTER (09) och STRASBURGER (09) en dylik fröbildning. Äfven om, särskildt mot de äldre författarnes positiva uppgifter möjligen med rätta kan göras den anmärkningen, att de ej tillräckligt beaktat isoleringen af de ♀-liga försöksplantorna eller förekomsten af accessoriska ♂-blommor, kunna sådana anmärkningar knappast göras mot RAMISCH och KERNER. Båda ha nämligen utfört sina försök under betryggande isoleringsförhållanden och fullt medvetna om vikten af att icke förbise sporadiskt uppträdande ♂-blommor. Men å andra sidan håller HEYER, som dock, fast i annat syfte, arbetat med tusentals individ, bestämdt fast vid, att »parthenogenesis» icke förekommer.

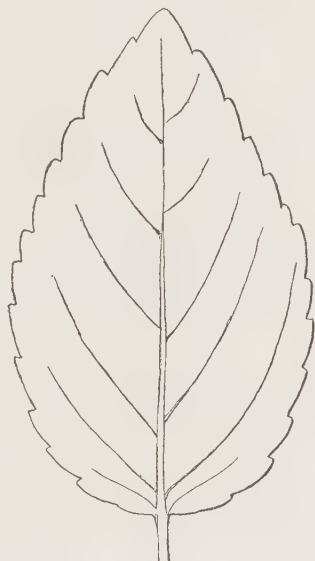
Fråga vi efter sannolika orsaken till de mot hvarandra stridande uppgifterna, böra, synes det mig, två faktorer kunna tänkas förklara dem. Å ena sidan nämligen möjligen förefintlig rasolikhet, å andra sidan de sporadiska ♂-blommorna.

Bortse vi till en början från förekomsten af ♂-blommor och treltaliga frukter, erbjuda äfven andra förhållanden, såsom förgreningsform, bladform, ♀-blommornas relativa storlek, hylleflikarnes form, fruktens behåring¹⁾ o. a. exempel på en mängd olika typer. I fråga om exempelvis bladformen råder sålunda stor variation. Bladen, som ju i allmänhet äro hela och sågade, bli hos vissa former starkt inskurna, t. ex. hos *M. a. v. serratifolia* (BALL 77), ja stundom reducerade nästan ända till bladskaften, t. ex. *M. a. var. foliis laciniatis* (CARUEL 80) eller delade i hårfinna flikar, såsom *M. capillacea* (GUÉPIN 45). Dessa varieteters systematiska värde är tyvärr icke preciseradt. Det framgår ej af beskrifningarne, om de äro konstanta, och ej heller angifves, på hvad sätt de uppstå. Det vore så mycket intressantare att få uppklaradt, huru härmed förhåller sig, som MARCHANT (1711) observerat och beskrifvit två former, ej blott egendomliga till habitus, utan framför allt intressanta genom det sätt, hvarpå de uppstodo. De äro nämligen de två äldsta kända mutationer i DE VRIES mening och uppträdde i ett fåtal

¹⁾ *M. annua Huetii*. J. Müll. i DC. Prodr. t. XV p. 796 (*M. Huetii* Hanry i Schultz herb. norm. N:o 744) utmärkes sålunda genom *glatta* blad och frukter (enl. Chabert 81).

individ ej blott en enstaka gång, utan flera år efter hvarandra. Den ena formen, »*Mercurialis foliis capillaceis*», utmärkte sig genom linjesmala, oskaftade, utan ordning strödda blad; den andra, »*Mercurialis altera foliis in varias et inæquales lacinias quasi dilaceratis*», genom likaledes oskaftade och tämligen smala, men djupt och oregelbundet flikade blad. Äfven hos raser med normala blad kunna särskiljas en mångfald olika bladtyper. Somliga plantor ha bladen bredt äggrunda med tvär bas (Textfig. 1), andra ha dem mer

eller mindre typiskt lancettlika med jämnt och långt afsmalnande bas (Textfig. 2)¹⁾. Mellan dessa båda typer finnas emellertid alla möjliga öfvergångar. Om dessa mellanformer dock representera lika många konstanta raser, är tydligen ytterst tvifvelaktigt. Sannolikt äro de bastarder och såsom sådana i hög grad varierande.



Textfig. 1.



Textfig. 2.

Redan af dessa helt knapphändiga antydningar om variationsförmågan hos *M. annua* framgår emellertid, att arten ej är fix och enhetlig, utan innefattar en mängd i många fall från hvarandra mycket skarpt skilda former. Ett afgörande af dessa formers eventuella konstans och inbördes frändskap är emellertid en fråga, som skulle fordra många års arbete. Hufvudsumman är emellertid, att verkligen en stark tendens till splittring i specialraser finnes. Bekant är ju, dels att stark polymorfi ofta går hand i hand med parthenogenetisk embryobildning, såsom hos släktena *Taraxacum*, *Hieracium* och *Alchemilla*, dels ock, att inom de två sistnämnda släktena finnas både normala och partenogenetiska former. Man skulle då möjligen kunna tänka sig, att *Mercurialis annua* vore en kollektivart, af hvars olika former somliga hade en

¹⁾ Sistnämnda form möjligen identisk med *M. annua* v. *angustifolia* (STROBL 86).

låt vara svagt utpräglad tendens till parthenogenesis, eller att den skulle kunna vara fakultativt parthenogenetisk, i likhet med t. ex. *Thalictrum purpurascens* (OVERTON 02).

Om ock ofvan anförda förmodan ligger inom möjlighetens område, är det emellertid mera sannolikt, att den andra af de båda orsakerna till olikheten i uppgifterna om förekomsten af embryobildning utan befruktning, nämligen uppträdandet af accessoriska ♂-blommor, mera öfverensstämmer med verkligheten. Den typiskt monoica formen af *M. annua*, karaktäriserad genom allmänt uppträdande, normala ♂-blommor bland de nästan oskaftade ♀-blommorna, har af LINNÉ fil. (cod. 7470), REICHENBACH (41), GRENIER & GODRON (55) o. a. betraktats som en särskild art, *M. ambigua* L. fil., medan däremot J. MÜLLER i DC. Prodr. (62—64), PARLATORE (50—96), WILLKOMM & LANGE (80), ASCHERSON & GRÆBNER (99), o. a. ansett densamma som varietet, alldenstund gränsen mellan den dioica hufvudarten och *M. ambigua* är synnerligen vag. CHABERT (81), som ingående studerat *M. annua* i och för påvisandet af »la flexibilité des types spécifiques«, uppdelar arten i tre serier:

α genuina J. Müll. i DC. Prodr.; dioica, floribus femineis subsessilibus.

β camberiensis Nob.; dioica, fl. fem. plus minusve longe pedunculatis, sæpius verticillatis.

γ ambigua J. Müll. i DC. Prodr. (*M. ambigua* L. fil., Grenier & Godron. Flore de France t. III p. 99); monoica, fl. masculis breviter pedunculatis inter flores femineos mixtis.

Gränsen mellan *α*- och *γ*-formen är emellertid så godt som omöjlig att draga, ty såsom jag i det föregående omnämnt, kan en form, som en lång tid varit dioic, under senare utvecklingsstadier blifva mer eller mindre monoic. Vare sig denna monoeci är typisk för rasen ¹⁾

¹⁾ Enligt BOUCHÉ (80) skulle uppträdandet af ♂-blommor hos *M. annua* och särskildt hos *M. ambigua*, som af förf. anses som en varietet af den förra, bero därpå, att ♀-blommor omvandlades i ♂-blommor. Förf. angifver, att i botaniska trädgårdar äfven hos *M. annua genuina* bildas ♂-blommor på fullkomligt isolerade ♀-individer och förklarar detta därmed, att en omvandling från det ena könet till det andra skulle äga rum. Att sådana sexuella transformationer skulle kunna försiggå, anser förf. vara bevisadt. Han anger sålunda, att (i Berlin?) af *Dasyllirion* blommade ett exemplar det ena året ♂-ligt och några år senare ♀-ligt. Likaledes skall samma individ af *Helmia cordata* (står ej i Index Kewensis) ha utvecklat ♀-blommor 1879, ♂-blommor 1880.

eller mera uppträder som en atavistisk egendomlighet, blir emellertid resultatet detsamma, om dess ♂-blommor befrukta rent dioica former. Afkomman får monoica-blod i sig, och därmed är också möjligheten gifven för uppträdande af enstaka ♂-blommor på ♀-plantor. De flesta *Mercurialis*-bestånd torde därför till mycket stor del utgöras af korsningsprodukter mellan dioica former och ambigua-former och sålunda ha större eller mindre benägenhet att frambringa ♂-blommor. Att dylika, sporadiskt uppträdande ♂-blommor kunna vara mycket svåra att upptäcka, har jag redan omnämnt. Deras korta lifslängd bidrager också i hög grad till, att de ofta undgå uppmärksamheten. Det synes mig därför mycket sannolikt, att då »utan befruktning» utbildade frukter erhållits, man ändå måste räkna med möjligheten, att trots allt befruktning ägt rum. Jag syftar härmed icke blott på föregående författares uppgifter, utan framför allt på mina egna.

Den cytologiska undersökningen af ♀-blommor i olika utvecklingsstadier lämnar inga positiva bevis för, att parthenogenetisk embryobildning någonsin äger rum. Den cytologiska betingelsen för parthenogenetisk embryobildning är ju, att det somatiska kromosomtalet i äggcellen bibehålles, m. a. o. att reduktion af kromosomtalet ej äger rum vid embryosäckmodercellens delning. Sålunda äger enligt JUEL (00) hos *Antennaria alpina* vid embryosäckmodercellens tetraddelning ingen reduktion af kromosomtalet rum, och enl. MURBECK (01) förblir kromosomtalet hos parthenogenetiska *Alchemilla* oförändradt under deras hela utvecklingscykel, ett förhållande, som sedermera bekräftats af STRASBURGER (04). Detta villkor för parthenogenesis förefinnes emellertid icke hos *M. annua*. Embryosäckmodercellen undergår vid den heterotypiska kärndelningen normal kromosomreduktion; embryosäckens alla kärnor ha sålunda blott hälften så många kromosomer som de somatiska kärnorna, och ej heller återställles i äggcellen detta senare tal på något sätt. Alldeles detsamma har STRASBURGER (04) funnit. Inga förhållanden vid bildningen af embryosäcken tala för, att kromosomreduktion uteblir eller att efter en sådan det ursprungliga kromosomtalet återställles i äggcellen. I detta sammanhang må jag erinra om, att i vissa preparat bilder kunna erhållas, som möjligen skulle kunna anses tala för en direkt utveckling af embryosäckmodercellen till embryosäck utan föregående tetraddelning och i samband därmed stående reduktion af kromosomtalet. *Figg. 42 och 43* representera två längdsnitt genom de båda fröanlagen i samma fruktämne. *Fig. 42* visar en ung embryosäck

med en primär kärna efter genomgången tetraddelning. Af de fyra ur denna framgångna cellerna ha de tre öfversta såsom vanligt på detta stadium börjat resorberas, så att blott oigenkänliga massor återstå. Af *Fig. 43* skulle man möjligen kunna vilja dra den slutsatsen, att tetraddelningen och i sammanhang därmed reduktion af kromosomtalet uteblifvit. Intet spår af de tre öfre tetraddelningscellerna finnes, och man skulle möjligen därför kunna mena, att här embryosäckmodercellen öfvergått direkt till embryosäck genom en normal kärndelning, förutsatt nämligen, att tetraddelningen i fruktämnets båda rum sker samtidigt. I allmänhet finns visserligen ingen tidsskillnad mellan de båda fröanlagens utveckling, utan de befinna sig i allmänhet på ungefär samma utvecklingsstadium. Undantag finnas emellertid ganska många. Sålunda kan man finna i det ena fruktämnets rum sådana stadier, som *fig. 27* visar, medan i det andra rummet tetraddelningen är fullkomligt afslutad och de tre cellerna delvis resorberade. Det är därför sannolikt, att *Figg. 42* och *43* blott illustrera ett osedvanligt långt tidsintervall i de båda fröanlagens utveckling, och att *Fig. 43* helt enkelt är en 2-kärnig embryosäck, färdigbildad så långt före det andra fröanlagets, att den redan hunnit totalt förtränga de vid tetraddelningen bildade systercellerna. Tyvärr ger icke kärnstrukturen någon upplysning. Några extranucleolära kromatinelement har jag trots upprepade försök icke lyckats färgfixera. Och äfven om verkligen tetraddelning icke försiggått, vore därmed icke bevisadt, att kromosomreduktion uteblifvit. Jag hänvisar blott till förhållandet hos *Lilium*, där som bekant embryosäckmodercellen utvecklas direkt till embryosäck och där reduktionen af kromosomtalet försiggår vid embryosäckens första kärndelning.

Af allt att döma finnes därför hos *M. annua* icke den cytologiska betingelsen för äggcellens utveckling utan föregående befruktning. Och icke heller är det sannolikt, att de »utan befruktning» erhållna embryoner, som till en viss procent utbildas på isolerade ♀-plantor, uppkomma på aprogam väg (s. str.). De ha alltid sin plats, just där embryot under normala förhållanden är fästadt, d. v. s. i embryosäckens öfre ända (*Fig. 44*), och ingenting ger vid handen, att de uppstå genom knoppning från nucellarceller, såsom t. ex. regelbundet hos *Coelebogyne ilicifolia* (STRASBURGER 78), i vissa fall hos parthenogenetiska *Alchemilla*-arter (MURBECK 02). Visserligen har jag icke preparat af så unga stadier, att jag direkt kan bevisa, att embryonerna leda sitt ursprung från äggcellen, men allt synes tala för att så verkligen är förhållandet. Frå-

gan blir då, hur dessa embryoner, trots det att reduktionsdelning äger rum, likväl kunna uppstå. Någon annan förklaring än att trots allt befruktning ändock ägt rum, synes knappast återstå. Möjligen har en eller annan ♂-blomma kunnat undgå uppmärksamheten eller också har i en eller annan ♀-blomma utvecklats ståndare och åstadkommit befruktning. Möjligen! Ja, sannolikt. Under sådana förhållanden blir alltså resultatet af mina embryologiska och experimentella undersökningar, att sannolikt *parthenogenetisk embryobildning icke förekommer hos Mercurialis annua*.

I ett följande kapitel skall jag, på grundvalen af kärnstrukturen i endospermen af fröanlag, uppkomna trots isolering, lämna det positiva beviset för, att de till synes »utan befruktning» uppkomna embryonerna med allra största sannolikhet ha en befruktning att tacka för sin tillvaro. Som emellertid detta förutsätter en noggrann kännedom om kärnstrukturen i allmänhet, återkommer jag härtill senare.

IV. Cellkärnans byggnad.

1. Kärnans form och begränsning.

I en kortare uppsats har jag (08) lämnat några uppgifter om kärnbyggnaden hos Euphorbiaceerna och därvid äfven med några ord berört kärnans yttre gestalt och begränsning. Euphorbiaceernas cellkärna har, såsom i ofvannämnda föregående meddelande påpekats, »icke alltid den typiska runda formen, utan är ofta bipolärt utdragen och detta icke blott i celler af långsträckt form, såsom cambium-, unga bast- och vedceller, utan äfven i parenchymatiska, t. o. m. fullt isodiametriska celler. I unga rötter af t. ex. *Euphorbia hypericifolia* (Fig. 7), *Mercurialis annua* (Fig. 13) och andra löper kärnmembranen ut i fina utskott, som utan gräns öfvergå i den egentliga kärnan. Hos andra Euphorbiaceer, såsom — — — *Euphorbia tetragona* — — — är däremot kärnan mycket ofta bipolärt utdragen. Kärnutskotten kunna i allmänhet följas långa sträckor, i gynnsamma fall genom cellens hela längd (Fig. 1). Det visar sig så, att de nå ända fram till cellmembranen och där ansätta. Kärnan är med andra ord genom fina trådar upphängd i cellens lumen och dessa upphängningstrådar äro icke af trophoplasmatisk natur, utan bildade af kärnmembranen. Vid starkare förstoring visar det sig nämligen, att de verkligen utgöra en direkt fortsättning af kärnmembranen och sålunda tillhöra kärnan. Med all sannolikhet äro dessa upphängningstrådar af samma natur som de likartade, af MIEHE (6) först observerade kärnutskotten i epidermis af *Hyacinthus* samt de kinoplasmatrådar, hvilka LIDFORSS (5) hos talrika växter funnit utgå från kärnmembranen till chromatoforerna» (l. c. p. 75).

Hos andra Euphorbiaceer möta andra egendomligheter i kärnbyggnaden. Sålunda har jag i samma uppsats angifvit, »att kärnan i

groende frön af *Euphorbia Characias* på grund af fullkomlig saknad af membran kan antaga de mest varierande former, och detta ej blott i de unga cotyledonerna (Figg. 2, 3), utan framför allt i endospermen (Fig. 4). Kärnan har här ett fullkomligt amoebaartadt utseeende, i det att från den korniga kärnmassan pseudopodieliknande utskott stråla ut åt alla håll. Särskildt anmärkningsvärdt är pseudopodiernas förhållande till de stärkelsekorn, hvarmed cellerna äro fyllda. De tränga nämligen in mellan stärkelsekornen och synas ofta som ett kornigt hölje omsluta dessa mer eller mindre fullständigt. Åtskilliga omständigheter tala också för, att denna direkta och intima förbindelse mellan kärna och stärkelsekorn ej blott förefinnes mellan kärna och närmast ikring denna liggande stärkelsekorn, utan äfven sträcker sig till mera perifert belägna. I preparaten, som efter fixering med en af JUEL med fördel använd lösning af 2 d. zinkklorid, 2 d. isättika och 100 d. 50 % alkohol färgats med fuchsin-jodgrönt, är nämligen plasman svagt ljusröd, kärnan däremot skarpt grön med klart röd nucleolus. I den ljusröda plasman och förnämligast som gördlar kring stärkelsekornen kunna stundom svagt grönfärgade strängar iakttagas, och osannolikt är icke, att dessa ej äro annat än vidt utgrenade utlöpare från kärnan» (l. c. p. 76).

Af dessa korta antydningar framgår, att cellkärnan hos *Euphorbiaceerna* kan vara mycket oregelbundet gestaltad och sannolikt, på ena eller andra sättet, står i organisk förbindelse med cellens olika delar. De omnämnda strukturerna ha alla erhållits på preparat af material, fixerad med JUELS vätska eller alkohol-isättika. Som LIDFORSS (08) emellertid framhåller, är det närmast af en tillfällighet, som man i allmänhet med tillhjälp af de traditionella fixeringsmedeln lyckas erhålla naturtrogen kärnfixering; »wenigstens kann man nie mit Bestimmtheit darauf rechnen, mit den erwähnten Fixierungsmitteln eine wirklich gute Konservierung der Kernaussläufer resp. der Verbindungsfäden zu bekommen» (l. c. p. 30). Såväl iakttagelser på levande material som jämförande granskning af preparat, erhållna efter LIDFORSS' fixeringsmetod och efter de vanliga metoderna, ha tillfullo ådagalagt, att de kärnbilder, som erhållas vid användande af de af ålder som förträffliga ansedda fixeringsmetoderna, oftast äro ytterligt vanställda och ej alls motsvara verkligheten, så snart det är fråga om någorlunda utvuxna celler. I embryonala och meristematiske väfnader däremot äro betingelserna för god kärnfixering efter de ordinära metoderna mycket gynnsammare än om cellerna redan hunnit genomföra sitt sträckningssta-

dium. »Nun beschäftigt sich bekanntlich die gegenwärtige Cytologie in erster Linie mit den Jugendstadien der Pflanzenzellen sowie mit den ähnlich gebauten Fortpflanzungszellen, und gerade diesem Umstande dürften die mit den gebräuchlichen Fixierungsmitteln erhaltenen Bilder einen guten Teil ihres unbestreitbaren Wahrheitsgehalt verdanken» (LIDFORSS l. c. p. 30). I embryonala och meristematiska väfnader af *Mercurialis annua* erhålles med olika fixeringsmedel oftast rundade eller något aflånga kärnor med jämn begränsning, och efter allt att döma är denna kärnform också den naturliga. I unga fruktämnena ha kärnorna sålunda alltid den vanliga, typiska formen. I rotspetsar däremot löper kärnmembranen stundom ut i fina utskott (Fig. 45), som utan gräns öfvergå i den egentliga kärnan. Sådana bilder uppträda oftare, ju mera aflägsen från rotspetsen kärnan är; de ha ofta en frappant likhet med de af ZACHARIAS (95) afbildade kärnorna från cambiumceller i stammen af *Cucurbita Pepo* och de af ROSEN (96) beskrifna kärnorna i rotmössan af *Hyacinthus orientalis* (jmf Rosen l. c. taf. II. fig. 5). I stammens långsträckta celler af *Mercurialis* ge de vanliga fixeringsmedeln ofta liknande bilder; kärnorna äro sålunda ofta bipolärt utdragna eller i sina båda ändar, om de äro långsträckta, försedda med utskott, som ge dem en viss likhet med ZACHARIAS' (95) bilder af epidermis-cellernas kärnor hos *Hyacinthus*. I stammens epidermis få kärnorna vid vanlig fixering den »typiska», runda formen. Som jag emellertid strax skall visa, ge dessa bilder en fullkomligt falsk föreställning om kärnans verkliga beskaffenhet i stammens väfnader.

En närmare undersökning af cellkärnorna efter fixering enligt LIDFORSS' metod visar, att deras byggnad ej är så enkel, som man efter vanlig fixering tror sig finna. Särskildt epidermis lämpar sig för undersökning efter den LIDFORSS'ska metoden. Med en pincett kan man nämligen mycket lätt draga af långa strimor epidermisväfnad, utan att dess celler skadas. Under 15–20 sekunder har jag låtit dessa epidermisstycken utsättas för ångor af 2 % osmiumsyra och därefter öfverfört dem till successive 10, 20, 30 och 40 % alkohol med blott ett par minuters uppehåll i hvardera. Efter ett par timmars uppehåll i 40 %-ig alkohol ha preparaten låtit sig färgas någorlunda väl. Bäst resultat erhåller man emellertid, om preparaten öfverföras från 40- till 50 %-ig alkohol och stanna i denna senare ett till två dygn. Vid färgning med en blandning af 9 delar jodgrönt och 1 del fuchsin, båda i concentrerad vattenlösning, erhållas sedan utmärkta bilder, som

för öfrigt visa en frappant öfverensstämmelse med de af LIDFORSS (08) publicerade. Fuchsin-jodgrönt-färgningen är emellertid tämligen nyckfull. I många fall, särskildt om man icke gör anspråk på förstklassig färgdifferentiering, är det tillräckligt att låta preparaten ligga i färgblandningen 1 à 2 minuter. Efter afspolning med vatten framträda kärnform och membranens egenartade beskaffenhet med alldeles tillräcklig skärpa och tydlighet. I andra fall är det däremot nödvändigt att låta färgämnenas inverka längre tid. I allmänhet har jag funnit det vara lämpligt att låta preparaten stanna i färglösningen 10 à 15 minuter och därefter försiktigt affärga dem med 50 %-ig alkohol, till hvilken satts ett par droppar isättika. Man erhåller då de tydligaste bilderna af kärnmembranen och dess förhållande till kromatofererna, tyvärr emellertid på bekostnad af kärnans inre struktur. Hela kärnans inre färgas nämligen så starkt grönt, att någon differentiering af dess kromatiska element ej framträder. Kärnmembranen däremot, som vid lyckad differentiering färgas röd, framträder som nämndt synnerligen skarpt. Kärnans allmänna grundform framgår af *Figg. 46–51*. Mycket ofta är kärnan mer eller mindre utprägladt elliptisk, såsom i *Figg. 46, 47, 49, 50, 51*. Den kan då stundom vara bipolärt utdragen med för öfrigt jämn begränsning, t. ex. *Fig. 46*, men i allmänhet är den ytterst oregelbunden, i kanten liksom tandad med mer eller mindre långt framspringande utskott, t. ex. *Figg. 47, 49, 50, 51*. Den mera rundade kärnformen saknas icke heller, t. ex. *Fig. 48*; kort sagdt, någon gemensam grundform saknas fullkomligt, och man möter de mest olikartade kärntyper, t. o. m. de mest äfventyrliga, såsom framgår af *Figg. 52, 53*. I allmänhet påminna kärnorna mer eller mindre starkt om amoebor med deras pseudopodier. I lefvande lifvet är denna kärnans amoebaartade beskaffenhet sannolikt ännu mera frappant. Dess ringa dimensioner göra emellertid en undersökning på lefvande material ganska vanskligh. Jag tviflar emellertid ej på, att kärnan här intra vitam förhåller sig på alldeles samma sätt som t. ex. hos *Ranunculus Lingua*. Enligt LIDFORSS (08) förändrar kärnan i de vintergröna, submerst krypande rhizomens epidermis hos denna växt sin form nästan som en amoeba. Af en från början bipolärt sträckt kärna kan sålunda inom några minuter bildas en rund eller en trekantig eller en bipolär med två utlöpare. Liknande gestaltförändringar angifver LIDFORSS vidare speciellt för *Hyacinthus orientalis*. Den polymorfi i fråga om kärnformen, som hos *Mercurialis* kommer till synes på efter LIDFORSS' metod fixerad epidermis-

material, synes fullt berättiga till slutsatsen, att kärnformen i lefvande lifvet icke är fixerad, och att det är kärnans plasticitet, som är orsaken till, att så mångskiftande kärnbilder framkomma.

Vända vi oss sedan till kärnutlöparne, så lider det intet tvifvel, att de icke äro af samma natur som de af MIEHE (99) hos *Hyacinthus orientalis* upptäckta kinoplasmatrådar, som sedan af LIDFORSS (08) befunnits existera hos en mängd växter af den mest skilda systematiska ställning. I *Fig. 49* se vi, hur kärnans grundmassa löper ut i utskott, som från bredare bas snart nog tillspetsas, och i *Fig. 52* se vi, hur dessa direkta kärnutskott kunna följas långa sträckor. Alltid omhöljas dessa »kärnpseudopodier» af en skarpt afsatt, hyalin kinoplasmasträng, som såsom ett rör omsluter den korniga utlöparen från kärnan och blott på sina ställen (*Fig. 52*) genom lokal utvidgning tillåter densamma att breda ut sig. ❀ allmänhet äro emellertid kinoplasmarören så fina, att någon kärnsubstans ej kan iakttagas i desamma. De flesta kinoplasmasträngarne presentera sig därför som enkla eller vanligen grenade, kompakta trådar, som utgöra en direkt fortsättning af kärnmembranen. Deras förhållande till kromatoforerna synes emellertid tyda på, att de böra betraktas som utomordentligt fina cylindrar. När en kinoplasmasträng ansätter på en kromatofor, t. ex. i *Fig. 50—52*, kan man vid lyckad färgning tydligt iakttaga, hurusom hvarje kromatofor omgifves af en ytterligt fin hyalin vägg, som utan gräns öfvergår i kinoplasmasträngen. I *Fig. 51* har jag sökt illustrera detta förhållande och i *Fig. 50* har jag något schematiskt velat förtydliga detsamma. Hvarje kromatofor ligger sålunda inom ett hölje af kinoplasma, som allsidigt omsluter densamma och på en eller flera punkter åter drar sig samman till en utlöpare, som sedan fortsätter till andra kromatoforer (*Fig. 51*). Dessa kinoplasmautlöpare kunna vid särskildt god fixering iakttagas så godt som genom hela cellen, antingen som skarpt förlöpande, här och där lokalt ansvällda strängar (*Fig. 52*) eller som ett mer eller mindre starkt förgrenadt nätverk. I senare fallet blir det ofta så godt som omöjligt att afgöra, om verkligen alla de trådar, som konstituera nätverket, äro af kinoplasmatisk natur. I *Fig. 53* se vi sålunda en kärna från samma preparat som *Fig. 52*. Kärnan löper här ut i 4 större pseudopodier, men jämte dessa utgå från densamma en mängd kinoplasmatrådar, alltså direkta fortsättningar af kärnmembranen. Dessa förgrena sig starkt och bilda tillsammans ett starkt förgrenadt nätverk, som fyller hela cellen. Möjligtvis är emellertid detta nät icke enbart af

kinoplasmatiskt ursprung, utan till en del uppbyggdt af vanlig trophoplasma. Någon skarpt utpräglad eller ens antydd gräns mellan nätverkets kino- och trophoplasmatiska element finnes emellertid icke.

2. Den hvilande kärnans inre byggnad.

Sedan gammalt har man som bekant i den hvilande cellkärnan urskiljt två morfologiskt och kemiskt olikvärda komponenter, hvilka tillsammans konstituera kärnans »struktur», nämligen den kromatiska och den akromatiska substansen. Den förra, hvilken som bekant särskildt karaktäriseras genom sin förmåga att upptaga och fasthålla färgämnen och hvilken ansetts som den fysiologiskt-biologiskt väsentliga, har uppfattats såsom morfologiskt bunden vid den senare, hvilken som ett färglöst nätverk ansetts bilda själfva skelettet i kärnbyggnaden.

Utan att närmare gå in på frågan om *kemiskt* differenta elements förekomst i cellkärnan har VAN WISSELINGH (99) genom sina undersökningar af embryosäckkärnor hos *Fritillaria* och *Leucojum* kommit till det resultatet, att »kein hinreichender Grund da ist, um zwei aus verschiedener Substanz gebildete Bestandtheile bei demselben zu unterscheiden (l. c. p. 158). WISSELINGH gör sålunda gällande, att den hvilande kärnans nätverk är *morfologiskt* enhetligt; för honom existerar icke ett linin- eller plastinskelett såsom underlag för och bärare af kromatinsubstansen, utan hela kärnnätet är bildadt af kromatisk substans, d. v. s. leder helt och hållet sitt ursprung från enhetliga kromosomer. Samma uppfattning af kärnnätets enhetlighet har på senare tiden i en rad afhandlingar lancerats af GRÉGOIRE och hans skola. Sålunda ha GRÉGOIRE & WYGÆRTS (04) genom ytterst minutiösa och omsorgsfulla studier af cellkärnor i rotspetsen af *Trillium* tvungits att förneka skilnaden mellan kromatisk och akromatisk substans. På samma ståndpunkt står bl. a. äfven MARTINS MANO (05), som undersökt rotspetsarne af *Solanum tuberosum* och *Phaseolus vulgaris*. Hos dessa växter är äfven hela kärnnätet kromatiskt; differensen i färgbarhet mellan olika partier af kärnnätet är blott skenbar och existerar öfver hufvud icke alls. De förtjockade partierna i kärnnätet öfvergå utan gräns i de fina, förbindande trådarne, så att kärnstrukturen närmast förhåller sig som cellväggsstrukturen i vissa kollenkymatiska väfnader.

Jag må redan här framhålla, att den uppfattning af den hvilande kärnans substantiella beskaffenhet, till hvilken jag kommit genom stu-

diet af cellkärnan hos *Mercurialis annua*, stämmer fullkomligt öfverens med de åsikter, som förfäktats af VAN WISSELINGH, GRÉGOIRE & WYGÆRTS och MARTINS MANO. Jag har sålunda icke kunnat särskilja en kromatin- och en lininsubstans, utan måste antaga hela kärnnätet vara af morfologiskt enhetligt ursprung. Som emellertid lösningen af denna fråga på det intimaste är förbunden med frågan om kärnrekonstruktionen efter mitoserna, återkommer jag härtill senare.

Hvad sedan beträffar kärnnätets anatomiska byggnad, dess struktur, ha ju sedan gammalt tre så att säga klassiska byggnadstyper uppställts. Enligt den åtminstone vid början af 1900-talet så godt som allenahärskande åsikten, hvilken exempelvis uttalas i STRASBURGERS Lehrbuch der Botanik (06), uppfattas den hvilande kärnans kromatiska substans såsom bestående af ett oftast mycket kompliceradt, mer eller mindre oregelbundet nätverk, hvars maskor ha form af fina, med hvarandra anastomoserande trådar. Här och där sammanlöpa dessa trådar till mer eller mindre kompakta knutpunkter, från hvilka sålunda kärnnätets maskor liksom utstråla. Det är denna struktur, som ZIMMERMANN (96) karaktäriserat som »fädig-netzartig».

En helt annan uppfattning af kärnnätets byggnad ha GRÉGOIRE & WYGÆRTS (04) kommit till. Enligt deras undersökningar skall kärnstrukturen hos *Trillium* i de allra flesta fall närmast vara att jämföra med den af BÜTSCHLI beskrifna alveolära byggnadstypen. »Nätverket», »le réseau», skulle sålunda uppbyggas af en mängd med kärnsaft fyllda småblåsor, hvilka, när strukturen är typiskt alveolär, äro skilda från hvarandra genom verkliga »membranules», d. v. s. ytterligt fina, hela väggar. De särskilda kaviteterna äro i detta fall fullkomligt slutna. Jämte denna slutet-alveolära byggnad förekommer dock äfven, till och med i samma cellkärna, en mera »spongiös» struktur, skild från den alveolära därigenom, att de kaviteterna begränsande »membranules» äro ersatta af platta, mer eller mindre breda lameller, hvarigenom strukturen blir mera öppen. Särskildt i rotens perifer väfnader kunna åter dessa lameller ersättas af finare, rundade trådar. Strukturen blir då verkligt retikulerad. Dock mena GRÉGOIRE & WYGÆRTS, att strukturen ändå i intet fall kan anses vara »fädig-netzartig», d. v. s. filamentös i STRASBURGERS mening.

Såsom tredje kärntyp kan slutligen uppställas den af ZIMMERMANN (96), särskildt för äldre kärnor beskrifna, granulerade kärnstrukturen. I denna kärntyp är nucleï grundmassa icke tydligt retikulerad eller ens

filamentös, utan småkornig. En med denna granulerade kärnstruktur principiellt öfverensstämmande torde vara den af ZACHARIAS (95) för *Cucurbita Pepo* angifna. »Die Zellkerne von Cucurbita Pepo zeigen bei der Untersuchung in Alkohol eine gerüstartige Grundmasse, welcher ein Nucleolus und eine grössere Anzahl kleiner den »Nebennucleolen» oder »Pseudonucleolen» mancher Autoren entsprechende Körperchen eingebettet sind» (l. c. p. 220). Likaledes heter det om *Ricinus*: »In den vergrösserten Kernen keimender Samen findet sich das Nuclein wie bei Cucurbita lediglich an kleine Kügelchen gebunden» (l. c. p. 229), och för *Pinus Larix* angifves likaledes, att endospermkärnorna äro »von dunkelvioletten Granulationen erfüllt» (l. c. p. 230).

Liknande kärnstrukturer har äfven ROSENBERG (04) beskrifvit. ROSENBERG särskiljer inom växtvärlden två olika kärntyper, hvilka stå i nära samband med hos respektive kärnor förekommande kromosomform. Den ena typen, hvilken han kallar *Fritillaria*-typen och hvilken finnes hos många Liliaceer och Ranunculaceer, karaktäriseras därigenom, att kromatinkornen äro mycket små och talrika och på grund häraf föga framträdande. De ligga inbäddade i kärnans skelett, hvilket är uppbyggt af nätlikt förgrenade, med hvarandra anastomoserande trådar. Kärnor af denna typ ha enligt ROSENBERG alltid långsträckta kromosomer.

Närmare öfverensstämmande med den ZIMMERMANN'ska granulerade kärntypen och äfven med de af ZACHARIAS beskrifna kärnorna äro emellertid cellkärnorna hos *Capsella*-typen. Hos denna typ, till hvilken ROSENBERG utom *Capsella* räknar *Zostera* och *Calendula*, och hvilken sedermera af LAIBACH (07) återfunnits hos ett stort antal *Cruciferer*, är kärnans grundmassa föga färgbar och ofta granulerad, hvarken filamentös, retikulerad, spongiös eller alveolär, utan närmast kornigt hyalin. I densamma och särskildt mot kärnans periferi ligger ett antal större eller mindre korn, som starkt taga till sig färgämnen. I kärnan af denna typ äro enligt ROSENBERG kromosomerna, sådana de uppträda under mitoserna, korta och mer eller mindre utprägladt runda.

Såsom jag i det följande skall visa, torde emellertid denna ROSENBERGS kärntypskematisering näppeligen låta sig genomföras. I hvarje fall kan den icke hafva någon generell betydelse; ja tvifvelaktigt är det till och med, om öfverhufvud korrelationen »runda kromosomer — saknad af kärnnät» någonsin existerar.

I ett föregående meddelande har jag (08) i korthet beskrifvit kärn-

strukturen hos *Mercurialis annua* på följande sätt: »Inom kärnmembranen förefinnes en vanligen stor eller 2 mindre nucleoli, alltid omgifna af en mycket tydlig »Vorhof», samt ett antal öfver hela kärnan fördelade »chromatinkorn». Dessa senare äro till formen runda eller ellipsoidiska, stundom otydligt och rundadt kantiga. De äro vidare af samma storlek, och blott i undantagsfall synas somliga vara något mindre än de andra. Mellan dessa chromatinkorn kunna i regel ej påvisas några förbindande trådar . . . » (l. c. p. 82). Af denna kortfattade beskrifning framgår, att något nätverk i allmänhet ej kunnat iakttagas. De preparat, på hvilka jag grundat ofvanstående beskrifning, voro efter fixering med JUELS vätska och alkohol-isättika färgade med fuchsin-jodgrönt. I dessa preparat framträda »chromatinkornen» såsom skarpt markerade korn i en otydligt granulerad eller stundom svagt trådig grundmassa. Dylik kärnstruktur har jag bl. a. funnit i rotens väfnader samt öfverallt i ♀-blommorna. Jag hänvisar till *Figg. 54* och *55* från ♀-blommans perianth, *Fig. 56* från epidermis i en ung nucellus, *Fig. 57* från väggen af ett ungt fruktämne, *Fig. 58* från väggen af ett äldre sådant, *Figg. 59* och *60* från märket af en ännu obefruktad ♀-blomma. Blott i enstaka fall kunde jag efter ofvan angifna färgningsmetod iakttaga spår af ett nätverk. I *Fig. 61* (08. fig. 14.) har jag afbildat en sådan kärna från den storcelliga ledningsväfnaden mellan obturator och mikropyle. I denna kärna äro kromatinkornen ej fullt så regelbundna som i *Figg. 54—60*, utan visa en svag tendens till kantighet. Och framför allt förekomma mellan dem ett antal utomordentligt fina trådar, hvilka förgrena sig obetydligt och för öfrigt äro mycket svagt utbildade. Dessa trådar utgå från kromatinkornen och särskildt från sådana, hvilkas form ej är fullkomligt jämnt rundad, utan något kantig. De äro i själfva verket utskott från kromatinkornen; de spänna ej alltid helt öfver från det ena kornet till det andra, utan tyckas äfven sluta blindt i kärnans granuleradt hyalina grundmassa.

Sedermera har jag emellertid i preparat, förfärdigade af material efter samma fixering, men färgade med HEIDENHAINS järnammonium-hämatoxylin, i en mängd fall funnit kärnor med ett utomordentligt sirligt och på samma gång skarpt framträdande nätverk. *Figg. 62* och *63* äro båda hämtade från ett ungt fruktämne, den förra från integumentet, det senare från fruktämnets vägg. I båda bilda de förbindande kromatintrådarne ett utomordentligt elegant system, som har den typi-

ska nätstrukturen med maskor, sammanlöpande till smärre kromatinknutar mellan de egentliga kromatinkornen.

Under sådana förhållanden ligger det ju nära till hands att antaga, att den först beskrifna saknaden af kärnnät skulle vara en artefakt företeelse, förorsakad af det använda fixerings- eller tinktionsmedlets olämplighet och att sålunda alltid ett utbildadt kärnnät skulle förekomma. Naturligtvis är det ytterst svårt att afgöra, om en dylik uppfattning alltid öfverensstämmer med de faktiska förhållandena. Det kan å ena sidan icke vara tvifvel underkastadt, att olikheten i kärnfigurerna i många fall kan och bör sättas i samband med variationerna i färgning och fixering, men å andra sidan torde det ha sina sidor att med ledning af vissa fall dra generella slutsatser. I ett och samma preparat, färgadt med HEIDENHAINS hämatoxylin, har jag sålunda ofta på samma snitt iakttagit dels kärnor med mycket väl utveckladt nätverk och dels sådana, i hvilka kärnnät antingen icke alls eller blott mycket svagt kan spåras. I detta senare fall öfverensstämmer kärnbilderna fullkomligt med dem, som erhållas efter färgning med fuchsin-jodgrönt. Att en så stor skilnad i kärnstrukturen på samma snitt förefinnes, bör ju för öfrigt ej verka främmande och är, såsom i det följande vid redogörelsen för kärnnätets uppkomst närmare skall preciseras, ej väsentlig utan blott graduell. Att faktiskt ofta mycket stora olikheter i kärnbyggnaden inom olika väfnader, ja äfven i samma väfnad iakttagits, är ju välbekant. Dylka olikheter ha t. ex. skildrats af ROSEN (95), NEMEC (99), HOTTES (01), MARTINS MANO (05) o. a. Ja, enligt GRÉGOIRE & WYGAERTS (04) kan till och med en och samma kärna uppvisa olika strukturer; den kan på en gång vara alveolär och retikulerad. En sådan olikhet beror långt ifrån på olika byggnadsprinciper, utan betyder helt enkelt en oväsentlig, graduell afvikelse. Den faktiskt existerande olikheten mellan kärnor med och utan nätverk kan slutligen återföras till en tredje orsak, nämligen kärnans åldersstadium, närmare bestämdt den tid, som förflutit från näst föregående mitos eller återstår till den näst följande. Betrakta vi *Fig. 63* eller *Fig. 64*, så finna vi i båda otvetydiga tecken till, att kärnorna i båda icke befinna sig i absolut hvila, utan förbereda sig till en följande mitos. Nu är det emellertid ett faktum, att de förbindande kromatintrådarne i regel framträda mycket skarpt just under kärnans pro- och telofaser, alltså under en tidpunkt i kärnans utveckling, då dess kromatinelement äro lifligt aktivt verk-samma. Under dessa perioder är med största sannolikhet kärnans kro-

matinmassa säte för genomgripande fysiologiska processer, åtföljda af kemiska substanstransformationer, och osannolikt är icke, att just dessa betinga kärnnätets lättare färgbarhet.

När hos *M. annua* ett utveckladt kärnnät förekommer, ger en noggrann granskning af detsamma vid handen, att de fina, med hvarandra anastomoserande, till en nätkonstruktion hopfogade kromatinstråken, såsom de äro afbildade i *Figg. 62* och *64*, icke äro plattade lameller och icke heller »membranules» i GRÉGOIRE & WYGAERTS mening, utan verkliga, utomordentligt fina trådar. Aldrig någonsin har jag hos dem kunnat iakttaga en bandlikt plattad gestalt; af den direkta iakttagelsen måste jag ovillkorligen draga den slutsatsen, att de äro i tvärsnitt mer eller mindre typiskt rundade. De af kärnsaft fyllda maskorna bilda sålunda inga slutna blåsor, utan stå i öppen förbindelse med hvarandra. Strukturen kan sålunda hvarken vara alveolär eller spongiös, utan är *typiskt retikulerad*. Verklig retikulerad struktur ha GRÉGOIRE & WYGAERTS iakttagit tillsammans med verkligt alveolär-spongiös. De förklara emellertid densamma såsom en sekundär företeelse, uppkommen ur den alveolär-spongiösa strukturen genom bristning af »membranules» och de platta lamellerna. En sådan tydning kan knappast komma i fråga hos *Mercurialis*; den retikulerade strukturen är säkerligen primär. Om densamma vore att härleda från exempelvis alveolär byggnad skulle väl denna någon gång åtminstone kunna observeras. Jag har emellertid aldrig kunnat konstatera tillvaron af en dylik. För öfrigt står förekomsten af alveolär-spongiös kärnstruktur, sådan den skildrats af GRÉGOIRE-WYGAERTS, i intimaste beroende af det sätt, hvarpå kärnrekonstruktionen försiggår. Och såsom jag i det följande skall söka visa, rekonstruerar *Mercurialis* sitt kärnnät efter ett schema, som väsentligt skiljer sig från det af GRÉGOIRE & WYGAERTS (04), MARTINS MANO (05), GRÉGOIRE (06) accepterade schemat.

Tillsvidare skall jag emellertid lämna frågan om kärnnätets struktur och uppkomst å sido. Jag återgår till den ROSENBERG'ska korrelationen mellan kromosomernas form och strukturen af kärnans »grundmassa», resp. nätverk. Som nämndt, har ROSENBERG (04) som en allmän regel framhållit, att, när kromosomerna hos en växt äro långa, ett tydligt kärnnät utbildas; när de däremot äro korta och rundade, skulle intet kärnnät bildas. I detta senare fall ligga, menar ROSENBERG, i den hvilande kärnan kromosomerna nästan eller fullständigt isolerade i en svagt granulerad grundmassa. Min första iakttagelse tycktes, såsom

det framgår af det föregående, stödjade ROSENBERGS uppfattning; senare undersökningar ha dock visat, att densamma ej kan vara riktig, i hvarje fall icke tillmätas någon generell betydelse. Hos *M. annua* och för öfrigt äfven hos *M. perennis* äro kromosomerna under mitoserna nästan fullkomligt klotrunda, såväl i sporogena som rent vegetativa väfnader. De tillhöra sålunda ROSENBERGS *Capsella*-typ. Trots detta kan ju emellertid ett utomordentligt tydligt nätverk vara utveckladt, och frågan är, om det icke öfverhufvud alltid existerar. Medges måste emellertid, att när i kärnans hvilostadier påtagligt autonoma kromosomer kunna särskiljas, såsom hos *Mercurialis* och *Capsella*, kärnnätet är relativt svagt utveckladt och icke alltid låter sig tydligt påvisa. Å andra sidan kan det icke vara tvifvel om, att den ROSENBERG'ska kärnschematiseringen omöjligt kan vara allmängiltig.¹⁾

I det föregående har jag hufvudsakligen behandlat kärnans struktur, sådan den bestämmes af beskaffenheten af de fina kromatintrådarne, hvilka, utspända mellan kromatinkornen, bilda maskverket i kärnan. I det följande skall jag närmare gå in på beskaffenheten och betydelsen af nätverkets *knutpunkter*.

Såsom redan i det föregående är i korthet omnämndt, antaga icke VAN WISSELINGH, GRÉGOIRE & WYGAERTS, MARTINS MANO o. a. någon substantiell olikhet mellan kärnnätets maskor och dess knutpunkter. Enligt dessa författare är det sålunda omöjligt att särskilja ett linin-

¹⁾ De erfarenheter, jag gjort ifråga om *M. annua*, och de resultat, till hvilka jag kommit genom studiet af nämnda växts kärnor, förledde mig till den förmodan, att möjligen hos *Capsella* och de öfriga af ROSENBERG till samma typ räknade växterna ett svagt utbildadt kärnnät kunde förekomma. För att skaffa mig visshet härom, har jag fixerat unga skidor af *Capsella* med alkohol-isättika. Det har då visat sig, att min förmodan var riktig. Redan i det allra första preparatet, hvilket färgats med HEIDENHAINS hämatoxylin, träffade jag på kärnbilder, till utseendet utomordentligt starkt påminnande om *Mercurialis*. Kärnans kromatiska substans är sålunda koncentrerad till ett antal skarpt markerade kromatinkorn, hvars antal, som enligt ROSENBERG skall vara 24, jag ej ansett mig behöfva kontrollera. I fråga om strukturen af kärnans »grundmassa» kan jag emellertid icke dela ROSENBERGS mening. I fruktväggens kärnor har jag nämligen utan svårighet kunnat konstatera, att kärnans grundmassa icke är granulerad, ännu mindre strukturlös. *Tvärtom har jag nämligen mellan kromatinkornen i en mängd kärnor iakttagit ett ytterligt gracilt system af fina, med hvarandra anastomoserande trådar, med andra ord ett verkligt retikuleradt nätverk.* Möjligtvis är förhållandet alldeles detsamma hos andra kärnor af *Capsella*-typen, ett antagande, som för öfrigt bestyrkes af LAIBACH'S (07) undersökningar.

substrat och på eller i detta liggande, kemiskt differenta kromatinkorpuskler, utan de förra »fusent pour ainsi dire graduellement en ces derniers» (GRÉG. & WYG. l. c. p. 13), d. v. s. äro att betrakta blott som »renflements nodaux». Deras form är i öfverensstämmelse härmed högst varierande i samma kärna och deras antal obestämmt. De representera ju blott hörnen i det genom kromosomernas alveolisering bildade kärnnätet och kunna sålunda närmast jämföras med de förtjockade cellhörnen i vissa kollenkymatiska väfnader. På grund af sin uppkomst äro de ej, såsom ock GRÉGOIRE & WYGAERTS och MARTINS MANO betonat, att betrakta som autonoma bildningar. De äro ej annat än tillfälliga och osjälfständiga, förtjockade partier af kromosomerna. Hvarje dylik nodus representerar således ingalunda en kromosom, utan blott en liten del af en sådan.

Helt annan valör ha emellertid »kromatinkornen» i de kärnor, som ROSENBERG (04) räknat till *Capsella*-typen. Hos *Capsella*, *Calendula sp.*, *Zostera*, o. a. äro nämligen de kromatiska elementen alltid af ett bestämt antal, och detta antal öfverensstämmer dessutom fullkomligt med kromosomtalet i resp. kärnors mitoser. ROSENBERG sluter häraf, att kromatinkornen i kärnor af *Capsella*-typen i själfva verket ej äro annat än kromosomerna själfva. Likaledes har LAIBACH (07) ådaga-lagt, att hos en stor mängd Cruciferer, såsom *Sisymbrium strictissimum*, *Brassica Napus*, *Stenophragma thalianum*, *Alyssum sp.*, *Iberis pinnata*, *Lunaria biennis*, den kromatiska substansen antingen helt och hållet eller i allmänhet till allra största delen är concentrerad i skilda kromatinkorn, hvilkas antal alltid öfverensstämmer med kromosomtalet i mitoserna. På grund häraf sluter LAIBACH, att kromatinkornen representera kromosomerna. OVERTON (05), som konstaterat samma förhållande hos olika Dikotylor, kallar kromatinkornen »prokromosomer». Dessa prokromosomer ha sedermera ytterligare iakttagits af ROSENBERG (08).

Af samma natur äro med all sannolikhet många af de af åtskilliga författare beskrifna och afbildade »Para»-, »Neben»- och »Pseudo-nucleolerna». Dessa hafva som bekant fått sitt namn däraf, att de i likhet med de äkta nucleolerna framträda som själfständiga bildningar i kärnan. De skilja sig emellertid från dem bl. a. däri, att de förhålla sig annorlunda gent emot färgämnen. Sålunda anger ROSEN (92), att vid användning af Syrefuchsin-Metylenblå-färgning »eunucleolerna» lätt kunna färgas röda, medan »pseudonucleolerna» åter anta en vackert blå färg. Det må dock framhållas, att dessa ROSENS »pseudonucleoler»

icke synas vara autonoma bildningar i enlighet med chromatinkornen hos växter af *Capsella*-typen, utan blott representera mer eller mindre skarpt markerade kromatinansvällningar i kärnnätet. Helt annorlunda tycks förhållandet vara med de af ZACHARIAS (95) beskrifna kromatinelementen i cellkärnan af *Cucurbita Pepo*. Här har ZACHARIAS kunnat iakttaga »pseudonucleoler» till och med i lefvande lifvet, nämligen i hårcellernas kärnor. Dessa »Pseudonucleoler» ha emellertid ingenting med nukleolerna att göra. »Die Pseudonucleolen zeigten — — — gegen die Farbstoffmischung das Verhalten nucleinhaltiger Körper. Auch sonstigen Reagentien gegenüber erwiesen sich die Pseudonucleolen als nucleinhaltig, während die Nucleolen — — — » etc. (l. c. p. 221). Deras samhörighet med kärnnätet är äfven enligt ZACHARIAS' beskrifning otvifvelaktig. »Die grösseren Pseudonucleolen grösserer Kerne schienen zum Theil in das Gerüst überzugehen» (l. c. p. 221). ZACHARIAS' figg. 10, 12, 13, 16, 19 (tab. V.) erinra för öfrigt påfallande om cellkärnorna hos *Mercurialis*. Kärnans grundmassa är nämligen otydligt granulerad och har inströdda, starkt begränsade kromatinkorn, hvilkas form fullkomligt öfverensstämmer med kromosomernas, sådana dessa framträda i mitoserna (l. c. fig. 11, tab. V.). Äfven hos *Ricinus* har ZACHARIAS iakttagit, att »In den vergrösserten Kernen keimender Samen findet sich das Nuclein wie bei Cucurbita an kleine Kügelchen gebunden» (l. c. p. 229), och likaledes motsvara med all sannolikhet de hos *Pinus Larix* förekommande kromatinkornen nukleinkropparne hos *Cucurbita* och *Ricinus* (l. c. p. 230). Enligt såväl beskrifning som figurer kan det näppeligen vara tvifvel underkastadt, att den hvilande kärnans kromatinkorn hos ofvannämnda växter tillhöra ROSENBERGS *Capsella*-typ och sålunda äro autonoma bildningar, som representera kromosomerna. På alldeles samma sätt förhåller det sig sannolikt äfven med kromatinkornen hos *Balanophora elongata*. Enligt TREUB (98) ha nämligen på planscherne VII och VIII, hvilka »sont exécutés, aussi soigneusement» que possible» (l. c. p. 16), alla kärnor, såväl i nucellus, embryosäck, »pseudoembryo» som endosperm, blåfärgade kromatinkorn, som med all sannolikhet motsvara pseudonukleolerna i kärnor af *Capsella*-typen, så mycket mera, som kromosomerna under mitoserna äro mycket korta. Hos *Canna indica* äro enligt WIEGAND (00) i de vegetativa kärnorna de 6 kromosomerna klotrunda bildningar. I Figg. synes kromatinet i kärnorna vara fördeladt hufvudsakligen på ett antal skarpt markerade klotformiga knutpunkter i det magra nätverket. Tyvärr nämner författaren

intet om dessa knutpunkters antal. Sannolikt är detsamma identiskt med kromosomtalet. Möjligen är så äfven fallet med de af FRYE (02) afbildade kromatinkornen i de hvilande kärnorna i embryosäcken af *Asclepias tuberosa*, *Sullivanti* och *Cornuti*, hos hvilka kromosomerna likaledes äro små och sferiska. Och slutligen anger GEORGEVITCH (08), att hos *Lupinus angustifolius* kromatinet i den hvilande kärnan är koncentreradt till vissa punkter, »welche sich sehr intensiv färben und wahrscheinlich die Chromosomen im ruhenden Zustand darstellen« (l. c. p. 46).

I förut omnämnda meddelande har jag (08) antydtt, att de kromatinkorn, som hos åtskilliga Euphorbiaceer ligga strödda i den hvilande cellkärnan, möjligen ej äro annat än kromosomerna själfva. Dessa kromatinkorns antal är hos olika Euphorbiaceer mycket växlande, från 6 ända till 100-tals. I Fig. 6 (l. c. p. 81) har jag sålunda afbildat en vegetativ kärna i hvilaf *Acalypha Sanderiana*, i hvilken kromatinkornen äro så talrika, att deras antal ej ens tillnärmelsevis låter sig med säkerhet bestämma. Jämför man emellertid Fig. 6 med Fig. 5, som visar en vegetativ kärna af samma art i delning, är det påfallande, att den hvilande kärnans kromatinkorn ha samma storlek och form som de likaledes ytterst talrika kromosomerna under karyokinesen. Naturligtvis blir det i kärnor sådana som dessa alltid så godt som ogörligt att kontrollera, om verkligen kromosomtalet i mitoserna är lika stort som kromatinkornens i den hvilande kärnan. Per analogiam är det emellertid ytterst sannolikt, att så är förhållandet. Hos andra Euphorbiaceer, framför allt hos *Mercurialis*, har jag nämligen kunnat direkt påvisa öfverensstämmelsen i antal mellan den hvilande kärnans kromatinkorn och kromosomerna.

Först emellertid några ord om dessa kromatinkorn själfva! Undersöka vi exempelvis cellkärnan i unga rotspetsar, möta oss följande bilder. I rotens dermatogen äro cellkärnorna i allmänhet nästan fullkomligt runda, i periblem och plerom däremot vanligen långsträckta, ofta med en eller två utdragna spetsar. Figg. 65 och 66, som äro hämtade ur preparat, fixerade med alkohol-isättika och färgade med fuchsin-jodgrönt, visa i kärnorna intet utprägladt nätverk, utan en grundmassa, som är otydligt granulerad-trådig. I denna grundmassa ligga jämte nukleolerna, som äro omgifna af en tydlig »Vorhof», 12 tämligen jämnstora kromatinkorn. Figg. 65 a och 65 b, som representera de båda halfvorna af en på längden skuren kärna, visa dessutom, att kromatinkornen företrädesvis ligga grupperade mot kärnans periferi. De hafva i allmänhet en regelbundet rundad eller ellipsoidisk form och

synas ligga strödda utan förbindelse sinsemellan. I andra fall kan dock, särskildt på hämatoxylinfärgade preparat, ett mer eller mindre tydligt nätverk förekomma. Om i *Figg. 65* och *66* nätverk verkligen saknas, eller om frånvaron af detsamma är att hänföra till olämplig färgning eller fixering, är en fråga, som i detta sammanhang saknar betydelse. Hufvudsaken är, att i rotens cellkärnor den kromatiska substansen är regelbundet koncentrerad till 12 kromatinkorn. Dessa kromatinkorn ligga ofta mer eller mindre tydligt grupperade till par. Grupperingen är dock icke så strängt genomförd, att man kan säga, att den är regel, såsom STRASBURGER (09) synes vilja göra gällande, när han om kromatinkornen i sin fig. 9 tafl. 4 säger, att »zwar lässt sich aus ihrer Anordnung und Grösse erkennen, dass es zum Teil Paare kleiner Körner sind, die ein grösseres Korn der Fig 8 vertreten» (l. c. p. 519.).

En liknande struktur har cellkärnan äfven i andra delar af växten ¹⁾. Ett längdsnitt genom exempelvis ett ungt fruktämne visar i hufvudsak samma struktur. Vid låg förstoring frapperar i ett sådant preparat den egendomligt »korniga» struktur, som utmärker kärnorna i alla väfnader. (Jmfr. *Fig. 8*). Vid högre förstoring visar det sig, att denna kornighet beror på, att kärnans kromatiska substans är fördelad på ett antal små, rundade korn.

Kromatinkornens storlek, liksom också kärnans egen, varierar något i olika väfnader, ett förhållande, som demonstreras af *Figg. 56* och *58*. *Fig. 56* representerar sålunda en kärna från en ung nucellus, *Fig. 58* en kärna från fruktväggen i ett äldre fruktämne. I allmänhet torde en viss relation göra sig gällande mellan kärnans storlek och kromatin-

¹⁾ STRASBURGER'S (09) skildring af den hvilande kärnans olika struktur i olika väfnader kan jag ej följa. Sålunda skrifver STRASBURGER: »Die ruhenden Kerne solcher Wurzelspitzen führen einen einzigen grossen, stark tingierbaren Nukleolus, ausserdem *nur* ein zartes, schwach sich färbendes Netzwerk. Anders in den Vegetationspunkten und allem sonstigen embryonalen Gewebe der Blütenregion. Die stark färbbare Substanz der Kerne ist dort in eine Anzahl nicht so grosser Körner zusammengeballt, die ziemlich gleichmässig an der Kernwandung verteilt sich zeigen...» (l. c. p. 519). Såsom af mina figurer framgår, existerar icke en sådan principiell olikhet mellan kärnor i olika väfnader. I unga rotspetsar liksom i öfriga embryonala väfnader är kärnstrukturen densamma, såsom ofvan skildrats. STRASBURGER'S kärnbilder från unga rotspetsar torde möjligen stå i samband med olämplig fixering. Sannolikt har STRASBURGER begagnat sig af Chrom-osmium-ättiksyra, en fixeringsvätska, som, enligt hvad jag påpekat, visat sig synnerligen olämplig för fixering af *Mercurialis*, icke blott därför, att materialet blott ogärna färgas, utan framför allt, emedan osmiumsyran förorsakar svarta fällningar, som i form af småkorn ligga strödda i kärnorna och blott ofullständigt låta sig aflägsna med reduktionsmedel.

kornens, så att, ju större kärnan är, desto större och skarpare markerade bli äfven kromatinkornen. Liksom kromatinkornens storlek är olika i olika väfnader, är äfven deras relativa storlek i samma kärna något varierande.

På preparat, färgade med Fuchsin-Jodgrönt, framträda kärnans kromatinkorn i allmänhet som isolerade kromatiska element, strödda i kärnans grundmassa och vanligen mer eller mindre nära intill kärnmembranen. Blott i undantagsfall kunna, såsom i det föregående påpekats (*Fig. 61*), utomordentligt fina trådar särskiljas mellan kromatinkornen. De utgå från dessa och synas ofta sluta blindt emellan dem. Det ser med andra ord ut, som om förbindelsestrådarne vore utskott från kromatinkornen, och som om kärnnätet vore utveckladt eller i hvarje fall svagt utbildadt. Andra bilder erhållas som nämdt efter färgning med HEIDENHAINS hämatoxylin. Som förut meddelats, synas i sådana preparat de mellan kromatinkornen befintliga, med hvarandra anastomoserande trådarne skarpare och bilda ett sammanhängande nätverk. Kromatinkornen synas därför som knutpunkter i ett för öfrigt ytterligt fint nätverk. Jämföra vi emellertid dessa knutpunkter (*Fig. 62 och 67*) med exempelvis knutpunkterna i nätverket hos *Trillium* [GRÉGOIRE & WYGÆRTS l. c. *Fig. 5, 6*], så behöfs blott en ytlig granskning för att ge vid handen, att dessa bildningar hos *Mercurialis* och *Trillium* omöjligt kunna vara homologa. Hos *Trillium* äro de både till form, storlek och antal mycket växlande; de äro inga autonoma bildningar, utan blott tillfälliga förtjockningar i kärnnätet. Hvarje knutpunkt representerar således icke en kromosom, utan vid dessas alveolisering kunna teoretiskt sedt hur många knutpunkter som helst bildas. Hos *Mercurialis* däremot ha »knutpunkterna» ungefär samma form och storlek, och hvad mera är, i dessa hänseenden råder ingen väsentlig skilnad mellan dem och kromosomerna under mitoserna. I själfva verket äro de ej heller tillfälliga förtjockningar, utan autonoma bildningar, som i bestämdt antal förekomma i alla kärnor.

Vända vi oss så till frågan, hur många dessa kromatinelement äro i olika kärnor, möta oss i många fall ganska betydande svårigheter. För det första äro nämligen kärnorna i vegetativa väfnader relativt små och för det andra äro nukleolerna oftast mycket stora, hvarigenom de naturligtvis lätt kunna dölja ett eller annat kromatinkorn. Därtill kommer naturligtvis också, att det kan möta svårigheter att afgöra, om på de tunna snitt, som erfordras, alltid hela kärnan är med. För att be-

stämman kromatinkornens antal, har jag granskat hundratals kärnor och alltid funnit, att kromatinkornens antal i regel är 12. När antalet befunnits mindre, exempelvis 11 eller 10, kan det starkt ifrågasättas, om alla kromatinkornen kommit med; ett eller annat kan ju möjligen ligga dolt af nucleolus. STRASBURGER (09) anger, att kromatinkornens antal är 7–14 i vegetativa celler och meddelar visserligen bilder, som visa 7 kromatinkorn; däremot saknas figurer med 14 kromatinkorn. Det högsta antalet finnes i Fig. 9 taf. 4, som föreställer en tapetcell från antherväggen; här är antalet 11 (möjligen 12). När antalet är mindre än 14, menar STRASBURGER, att sammansmältningar af enkelkromosomer ägt rum, så att af två enkelkromosomer uppstått bivalenta bildningar, som genom mera betydande storlek skilja sig från enkelkromosomerna. Däraf talet 7 såsom det minsta antal, i hvilket kromatinkornen kunna förekomma. Dock tillägger STRASBURGER: »Die Zahl der Körner mag unter Umständen auch weniger als 7 betragen, wenn noch weitere Substanzverschmelzungen stattgefunden haben. Der Durchmesser der einzelnen Körner pflegt dann im Verhältnis zuzunehmen.» (l. c. p. 519–20). Ett enda kromatinkorn skulle sålunda vara bildadt genom sammansmältning af exempelvis 3 eller möjligen ännu flera korn. Det synes mig, som om en sådan sammansmältning af kromatinelement kastade väl egendomliga »Streiflichter auf die Paarungen von Prochromosomen in den Prophasen der Reduktionsteilung» (l. c. p. 520) och föga harmonierar med STRASBURGERS ställning till frågan om kromosomernas individualitet. Jag skall emellertid icke vidare diskutera frågan om dessa STRASBURGERS kromosompar, utan i stället meddela ett par belysande bilder från mina egna preparat. Fig. 68 föreställer en kärna från stiftet af ett ungt fruktämne med just färdigbildad embryosäck, Fig. 69 en kärna från märket i samma snitt. Fixering alkohol-ättiksyra, färgning med HEIDENHAINS hämatoxylin. Fig. 68 visar i kärnan 6 större kromatinkorn, 5 medelstora och 1 litet. Enligt STRASBURGERS föreställning om kornstorlekens samhörighet med valensen, skulle ju de 5 större kornen representera dubbelkromosomer, de öfriga vara univalenta. Antalet enkla kromosomer skulle följaktligen bli 18. I Fig. 69 ha vi 6 stora kromatinkorn, 5 medelstora och 2 mindre. Med antagandet, att de 5 större representera dubbelkromosomer, skulle sålunda kromosomtalet här vara 17. Tydligt är emellertid en dylik värdesättning af kromatinkornen efter deras storlek icke alls berättigad. I båda fallen är kornens antal 12, alltså lika med det af mig funna kromosomtalet i mitoserna. Deras

olika storlek beror icke på någon olika valens, utan alla äro de enkelvärdiga. Variationen i storlek är därför helt enkelt individuell och växlar i styrka och omfång inom olika kärnor.

Vända vi oss sedan till kärnstrukturen i gamofytgenerationen, så är denna i princip densamma som i sporofyten. Enda skilnaden är, att kromatinelementen blott äro hälften så många, såsom framgår af *Figg. 24–33*. Enligt STRASBURGER borde ju antalet kromatinkorn vara 7; egendomligt nog visar den enkärniga embryosäcken i hans egen *Fig. 15, Taf. 4* en kärna med 6 kromatiska element. Följa vi äggcellens utveckling efter skedd befruktning och undersöka embryot (*Fig. 70*), finna vi äfven där i regel 12 kromatinkorn. Ett fruktämne på detta stadium har sålunda i alla väfnader kärnor med 12 kromatinkorn. Undantag härifrån gör dock endospermen. I dess stora kärnor träffas nämligen med stor regelbundenhet 18 kromatinkorn (*Fig. 71*). Än synas dessa ligga fullt isolerade från hvarandra, strödda öfver hela kärnan mellan nucleolus och kärnmembranen, än synas de — särskildt på hämatoxylinfärgade preparat — förbundna med hvarandra genom ett starkt förgrenadt nätverk af fina, men dock skarpt framträdande trådar.

Af det föregående framgår, att i hvilande kärnor kromatinkornens antal i regel är:

- 1) i sporofytgenerationen 12.
- 2) i gamofyt » 6.
- 3) i endospermen 18.

I ett föregående kapitel har jag visat, att det reducerade kromosomtalet är 6, det somatiska 12, och att kromosomerna under vissa stadier af mitoserna äro korta och rundade. De ha med andra ord samma antal och form som den hvilande kärnans kromatinkorn. Det följer häraf, att dessa kromatinkorn, såsom jag förut (08) framhållit, med all sannolikhet äro identiska med kromosomerna, i hvarje fall representera dem. När i den hvilande kärnan utbildadt nätverk finnes, ingår tydligen icke hela kromosommassan i kromatinkornen. Dessa representera dock hufvudmassan af kromosomerna, och blott en försvinnande liten del kommer på nätverket. De kromatiska centra, som bilda knutpunkterna i nätverket, äro sålunda inga tillfälliga bildningar, utan autonoma kromatinelement, som till antal och äfven form öfverensstämma med kromosomerna; de äro med andra ord kromosomerna själfva. Här af förklaras äfven, att kromatinkornens antal i endospermkär-

norna regelbundet är 18. Endospermen uppstår nämligen på normalt sätt, alltså efter dubbelbefruktnings af embryosäckens centralkärna. Denna, som ju uppstår före befruktnings genom sammansmältning af de båda polkärnorna, bör ju innehålla 12 kromosomelement. Vid befruktnings kopulerar sedan denna 12-kromosomiga centralkärna med en af spermakärnorna, hvilken liksom den ♀-liga gamofytens kärnor har 6 kromosomer; kopulationskärnan, som sålunda uppstått genom sammansmältning af tre 6-kromosomiga kärnor, bör följaktligen ha 18 kromosomer. Vid sin delning förhåller den sig som en vanlig vegetativ kärna, d. v. s. alla dess afkomlingar, endospermkärnorna, få 18 kromosomer.

I ett följande kapitel skall jag närmare följa kromosomernas utveckling från mitos till mitos; jag förutskickar dock redan här den anmärkningen, att kärnrekonstruktionen lika väl som kromosomernas förhållande i profaserna på det allra bestämdaste bestyrker de resultat, till hvilka jag ofvan kommit.

3. Nucleolus.

På grund af cellkärnans ringa dimensioner möter det mycket stora svårigheter att hos *Mercurialis annua* studera dess nucleolus i lefvande lifvet. I regel ter sig emellertid i lefvande celler, undersökta i vatten, nucleolus såsom en starkt ljusbrytande homogen droppe, som dock understundom kan få ett mer eller mindre kornigt eller »Hohlkugel»-artadt utseende. I dessa senare fall kan det emellertid ofta ifrågasättas, om icke nucleolusbyggnaden är mer eller mindre artefakt. I ett flertal undersökta fall har det nämligen visat sig, att celler med icke homogena nucleoler varit i högre eller mindre grad läderade. På lefvande material kan i hvarje fall icke med full säkerhet afgöras, huru härmed förhåller sig, liksom det icke heller låter sig göra att noggrannt iakttaga kärnstrukturen närmast omkring nucleolus. Den på fixerad material så godt som alltid tydligt iakttagbara ljusare zon, som såsom en slags förgård omgifver själfva nucleoluskroppen, kan icke spåras på lefvande material. Att däraf sluta, att densamma är en konstprodukt och ej finnas i lefvande kärnor, torde emellertid i fråga om *M. annua* ej vara berättigadt, äfven om förhållandet verkligen är sådant, alldenstund kärnans obetydliga dimensioner lägga för stora hinder i vägen för en exakt iakttagelse. Vissa omständigheter synas mig emellertid tala för, att

verkligen nucleoli »Vorhof», liksom också vacuoliseringen i densamma, möjligen äro fenomen, framkallade af fixeringen. Då emellertid ett afgörande af en sådan fråga med nödvändighet fordrar undersökningar på levande material, helst med så stora kärnor och nukleoler som möjligt, har jag sökt komma till klarhet i ofvannämnda fråga genom undersökningar på annat material än *Mercurialis*. Ett synnerligen lämpligt objekt har jag funnit *Stanhopea* vara. Särskildt i yttrekalkens epidermis äro nämligen här kärnorna mycket stora och försedda med särskildt tydliga nukleoler.

Cellkärnorna hos *Stanhopea* äro i intakta celler mer eller mindre oregelbundna och omgifna af en utomordentligt tydlig kinoplasmamembran, som med långa, greniga utskott står i förbindelse med protoplasmas hudskikt, alldeles så som LIDFORSS (08) i sin glänsande undersökning skildrat densamma hos en mängd till skilda familjer hörande växtarter. Innanför den homogena, starkt ljusbrytande kinoplasmamembranen ligger så den egentliga kärnvacuolen, hvars grundmassa ter sig som en småkornig, nästan vattenklar vätska, inneslutande en eller flera nukleoler.

Undersökes ett tangentalt snitt genom epidermis, visar det sig, att nucleolus har ett helt annat utseende i snittets kanter än i dess centrala partier. I snittets kanter, där cellerna vid skärningen döats, tyckes nukleolerna i de till döds skadade kärnorna vara sammansatta af ett system af håligheter, större eller mindre, hvilka stundom ersättas af en enda stor hålighet, så att nucleolus får utseendet af ett ihåligt klot med starkt ljusbrytande, mer eller mindre tjock vägg. Ett likartadt förhållande, fastän dock ej så utprägladt, visa nukleolerna i en zon närmast intill den döda randzonen (*Fig. 72*), medan de åter i snittets centrala partier, där cellerna blifvit minst chockerade vid skärningen, i de flesta fall äro fullkomligt homogena. Dock kan man i många fall, äfven då plasmaströmning i cellerna ger vid handen, att cellerna äro intakta, iakttaga, att nukleolerna innesluta bildningar med annan ljusbrytning än hufvudmassan af nucleoluskroppen.

MACFARLANE, som iakttagit liknande bildningar hos olika växter, bl. a. *Chara fragilis*, uppgifver, att i nucleolus regelbundet förekomma en eller två kroppar, hvilka han kallar »Nucleolo-nuclei» (81) eller »Endonucleoli» (85). Innehållskroppar, »globuli», förekomma enligt SCHOTTLÄNDER (92) i de mogna äggen af *Gymnogramma chrysophylla*; och hos *Erigeron philadelphicus* förekomma äfven »highly refractiv bodies»

strödda i nukleolerna (LAND 00). Slutligen uppger sig äfven WAGER (04) i större cellkärnor af *Phaseolus* hafva i nukleolerna observerat mörkare färgade korn, »nucleolini», hvilka han emellertid ej anser hafva någon särskild morfologisk betydelse; han betraktar dem blott som den centrala delen af nukleolsubstansen.

Redan 1882 påvisades emellertid af TANGL, STRASBURGER OCH FLEMING, att nucleolus ofta innehöll vacuoler, och alltsedan den tiden föreligga en sådan mängd fakta, som visa riktigheten af dessa författares iakttagelser, att jag ej närmare behöfver diskutera denna fråga. Jag hänvisar blott till uppgifterna hos t. ex. GUIGNARD (85), ZACHARIAS (85), ROSEN (92), HUMPHREY (94), ZACHARIAS (95), ROSEN (96), DEBSKI (97), CAMPBELL (98), SHAW (98), MURRIL (00), CAMPBELL (01), MURBECK (01), ANDREWS (02), MISS MERRIMAN (04), WAGER (04), MARTINS MANO (05), HUSS (06), SCHMID (06), GEORGEVITCH (07, 08) o. s. v.

Med all sannolikhet äro äfven de uppgifter om förekomsten af innehållskroppar i nukleolerna, som lämnats af MACFARLANE (81, 85), SCHOTTLÄNDER (92), LAND (00) och WAGER (04), att hänföra till vacuoliseringsfenomen. Sålunda äro MACFARLANES endonukleoler hos *Chara* enligt ZACHARIAS (85) vacuoler, som i lefvande celler regelbundet förekomma i nukleolerna, och på samma sätt förhåller det sig utan tvifvel med SCHOTTLÄNDERS »globuli», LANDS »refractiv bodies» och WAGERS »nucleolini»

Gifvetvis måste en vacuoliserad nucleolus till utseendet växla högst ansenligt alltefter graden af vacuolisering. Om exempelvis blott en enda, stor vacuol förekommer, får nucleolus utseendet af en mer eller mindre tjockväggig »Hohlkugel», och dess byggnad blir då identisk med byggnaden af nucleolus, såsom densamma skildras af SCHLEIDEN (38). Äro däremot vacuolerna mycket små och talrika, kan nucleolus få ett kornigt utseende af den art, som af GUIGNARD (85) beskrifvits för kärnor i embryosäcken af *Lilium*, eller synas vara fylld af »glöbuli» (SCHOTTLÄNDER 92), eller såsom SHAW (01) uttrycker sig, »present a peculiar porous structure.» Om en sådan »porös struktur» är relativt öppen, d. v. s. om nucleolus är fylld af ett relativt litet antal, tätt hopträngda, tydliga vacuoler, bli dessa ofta enligt SCHOTTLÄNDER (92) genom ömsesidigt tryck polygonalt »flattened» mot hvarandra. Vacuolväggarna framträda då såsom ett fint maskverk i nucleolus och ge intryck af ett »delicate reticulum», såsom enligt MURRIL (00) förhållandet är i äggcellens nucleolus hos *Tsuga canadensis*. En dylik nucleolus-byggnad

har af CAVARA (97, 02) beskrifvits såsom en nucleolus tillkommande strukturegendomlighet; han förklarar densamma bero på förekomsten i nucleolus af en kromatin- och en lininsubstans. Den förra skulle då i nucleolus bilda ett verkligt nätverk, hvars maskor utfyllas af lininmassan. Enligt LONGO (98) torde emellertid CAVARAS s. k. plastinsubstans ej vara annat än vacuolbildningar i nucleolus.

Fråga vi oss nu, på hvad sätt nucleoli vacuoler uppstå, torde det vara utom allt tvifvel, att de äro resultatet af lösningsföreteelser och alldeles icke bero på dislokation i rummet af de olikartade substanser, som ingå i nucleolus. Nucleolus är ju i allmänhet en fullkomligt homogen kropp, till konsistensen en mer eller mindre lättflytande droppe. Dess homogenitet betyder naturligtvis icke, att den är kemiskt enhetlig. Med all säkerhet är den tvärtom en lösning af kemiskt skilda substanser, af hvilka somliga möjligen äro löttlösligare än andra. Under vissa omständigheter, vare sig i lefvande lifvet eller under inverkan af reagenser, försiggår i nucleolus en mer eller mindre omfattande lösning, hvars resultat framträder såsom vacuolisering. För förklaringen af vacuoliseringens uppkomst är det tydligen likgiltigt, om den ofullständiga lösningen försiggår i en enhetlig nucleolusmassa eller beror på utlösningen af löttlösligare substanser i en svårlösligare grundmassa. Resultatet blir i alla fall detsamma, nämligen vacuolisering. De företeelser i nucleolus, som ge upphof åt vacuoliseringen, äro med all sannolikhet fullkomligt identiska med dem, man på lefvande material kan följa hos växter med exempelvis garfämnedroppar i väfnaderna. Undersökes till exempel ett längdsnitt af en luftrot af *Cattleya*- eller *Laelia*-sp., visa sig skadade celler innesluta mer eller mindre korniga eller svampiga kroppar, som vid mikrokemisk undersökning ge tydliga garfämnereaktioner. I oskadade och sålunda plasmolyserbara celler ha dessa garfämneinneslutningar formen af starkt ljusbrytande, vanligen gul- eller gröngul-aktiga droppar utan hvarje spår till inre struktur. Sättes emellertid t. ex. 20 % alkohol till ett sådant snitt, börja genast garfämnedropparna lösas och detta inifrån på följande sätt. När reagenset intränger i en cell, bildas i garfämnedropparne nästan momentant en otalig mängd småvacuoler, hvilka genom sin ytterliga litenhet ge den förut klara droppen ett finkornigt utseende. Dessa primära vacuoler sammanflyta så småningom till större, hvilka i sin ordning till slut samlas till en enda stor, central vacuol. På så sätt får hela garfämnedroppen till slut utseendet af en ihålig sfer (Malte 02). Alltefter det stadium, på hvilket

den i lösning stadda, garfämneförande innehållskroppen befinner sig, erhållas sålunda mycket varierande bilder.

Morfologiskt är ju nucleolus ej annat än en droppe i kärnvacuolen. Om vacuoliseringen nu verkligen är ett lösningsfenomen, böra sålunda härvid erhållas bilder, analoga med dem, som erhållas vid lösning af garfämnedroppar. En nucleolus på primärt lösningsstadium kan sålunda vara småkornig eller se ut som om den vore fylld af små globuli eller, om lösningen är något mera framskriden, få ett sådant retikuleradt utseende, som af CAVARA (l. c.) och MURRIL (l. c.) beskrifvits. Sammalunda äro äfven SCHLEIDENS (l. c.) »Hohlkugel» och de tjockväggiga, »ihåliga» nukleoler, som t. ex. enligt MURBECK (01, fig. 53), förekomma i undre polkärnan af *Alchemilla pastoralis* och äfven annorstädes, samt af GEORGEVITCH (08) skildrats hos *Allium Cepa*, ingenting annat än nukleoler på långt framskridet lösningsstadium.

På ett snitt genom *Stanhopea*- kalkblad hafva såsom förut nämnts i skadade celler nukleolerna ofta ett finkornigt utseende eller se ut som en Hohlkugel. De äro här m. a. o. i högre grad vacuoliserade än i de intakta cellerna. Detta beror tydligen därpå, att i de läderade, chockerade cellerna impermeabiliteten hos cellernas inre membran upphäfts, så att lösningsmedel, t. ex. vatten, kunna intränga i kärnan, hvars nucleolus mer eller mindre löses. Direkt kan sådan lösning iakttagas under mikroskopet vid tillsats af alkohol eller alkohol-ättiksyra (3: 1). I *Fig. 73 a* hafva vi en kärna från epidermis af ytterkalken med homogen nucleolus. *Fig. 73 b* är samma kärna efter tillsats af alkohol-ättiksyra. Sugas detta »fixeringsmedel» under täckglaset öfver snittet, kan man med lätthet iakttaga, huru kärnan, när det inströmmande reagenset träffar densamma, momentant krymper samman. Men icke blott kärnan själf, utan äfven dess nucleolus undergår genomgripande förändringar. Först och främst krymper den i hög grad samman, så att dess diameter, i detta speciella fall åtminstone, knappt blir mer än hälften af den ursprungliga bredden. Och samtidigt härmed undergår den vacuolisering på samma sätt som garfämnedroppar vid alkoholtillsats, d. v. s. löses delvis, så att den får ett svampigt utseende. Ett analogt förhållande visa *Figg. 74 a* och *74 b*. *Fig. 74 a* visar en kärna med tydliga vacuoler i lefvande lifvet. Den stammar från en epidermiscell med normal plasmaströmning. Vid tillsats af absolut alkohol försvinna småvacuolerna och ersättas af en enda central vacuol, så att nucleolus får utseendet af en Hohlkugel (*Fig. 74 b*). Af dessa iakttagelser fram-

går det sålunda med all önskvärd tydlighet, att nucleolusvacuoliseringen är ett lösningsfenomen. När därför HUMPHREY (94), som i pollenmodercellerna af *Convallaria* och *Ceratozamia*, i spormodercellerna af *Psilotum* och i rotspetsen af *Vicia* och *Hyacinthus* iakttagit vacuoliserade nukleoler, förklarar, att »Die Vacuolen der Nucleolen scheinen mir das natürliche Resultat der nachherigen Trennung der flüssigeren von den festeren Theilen der Nucleolarsubstanz zu sein», torde det kanske vara mera öfverensstämmande med verkliga förhållandet, om orden »flüssigeren» und »festeren» utbyttes mot »gelösten» och »noch nicht gelösten.» Likaledes torde WAGER'S (04) tydning, att »the vacuolar structure . . . may indicate, either the separation or partial separation of the nucleolar substance into plastin and chromatin, or a greater accumulation of chromatin in its peripheral layers», tills vidare åtminstone få anses obevisad.

I hvarje fall kunna hvarken HUMPHREYS eller WAGERS förklaringar gälla för de fall, då vacuoliseringen bevisligen förorsakas af reagenser. Förloppet af de processer, som afspelas i *Stanhopea*-nukleolen, lämnar icke rum för någon annan tydning än den ofvan angifna, nämligen att vacuoliseringen är ett lösningsfenomen, framkalladt af de använda reagenserna. Till samma kategori höra äfven tydligen de vacuoliseringsfenomen, som iakttagits af bl. a. ZACHARIAS (85) hos *Galanthus nivalis*. Om snitt af denna växt undersökas i vatten, är nucleolus fullkomligt homogen; efter behandling med absolut alkohol åter synes densamma vara sammansatt af »granula» med olika brytningsindex.

Härmed är det emellertid icke sagdt, att all nucleolus-vacuolisering är framkallad af reagenser. Äfven om en sådan verkan af åtskilliga s. k. fixeringsmedel är odisputabel, torde det vara lika säkert, att vacuoliseringsföreteelser i stor utsträckning förekomma i lefvande lifvet. Som af det föregående framgår kan dylik vacuolisering ganska ofta iakttagas i fullt lifskraftiga och oskadade, hvilande cellkärnor af *Stanhopea*. Af iakttagelser på »levande snitt» af *Stanhopea* får man emellertid den bestämda uppfattningen, att stark vacuolisering är ett dödsfenomen, som inträder vid cellernas skadande. I full öfverensstämmelse härmed, att nämligen nucleolusvacuolisering står i ett visst samband med aftagande lifaktighet hos cellerna, stå de uppgifter, som bl. a. lämnats af SCHMID (06) och HUSS (06). Enligt SCHMID äro nämligen nukleolerna i hypertrofirade kärnor från chalazahaustoriet af *Melampyrum pratense* amöboida och starkt vacuoliserade. Mycket fantastiska bilder visa en del af HUSS

afbildade nukleoler från degenererande antipodkärnor. Hos exempelvis *Aquilegia*- och *Delphinium*-arter samt *Corydalis nobilis* äro nukleolerna stora och mycket oregelbundna samt starkt svampiga af talrika vacuoler. Degenerationen af cellkärnorna medför sålunda här en stark vacuolisering af nukleolerna. Liksom i skadade eller blott chockerade celler af *Stanhopea* är vacuoliseringen här en lösningsföreteelse, möjliggjord därigenom, att permeabiliteten i kärnan vid dess degeneration helt eller delvis upphäfts.

Ett särdeles egendomligt förhållande visar som bekant nucleolus under kärndelningen. Den försvinner ju nämligen i allmänhet mer eller mindre fullständigt vid tiden för kromosombildningen för att sedan åter uppträda i dotterkärnorna. Utan att i detta sammanhang närmare ingå på förloppet vid och betydelsen af nucleoli försvinnande, vill jag blott i korthet hänvisa till några iakttagelser, som hänföra sig till sättet för nucleolus försvinnande genom lösning. I pollenmoderceller af *Pisum sativum* består således enligt TANGL (82) nucleolus till en början af en homogen, starkt ljusbrytande substans. »Später sind am Nucleolus eine dichte, äussere, und eine innere, bedeutend schwächer lichtbrechende Schichte unterscheidbar.» Med all sannolikhet representerar denna inre, svagare ljusbrytande del af nucleolus en enda, stor vacuol. »Endlich findet man Stadien, auf denen neben dem noch unveränderten Fadenknäuel ein sehr schwach lichtbrechender Körper gefunden wird, dessen Umrisse vollkommen demjenigen der ursprünglichen Nukleolus entsprechen». Och slutligen försvinner äfven denna. Förhållandena äro här fullkomligt identiska med dem, man regelbundet kan observera i garfämnedroppar under lösning. Den »Hohlkugel», som vid alkohols inträngande till en början bildas, står till en början kvar såsom en ljus ring, men krymper så småningom samman och försvinner slutligen helt och hållet eller med undantag af en liten, obetydlig rest.

Likartade förhållanden har GUIGNARD (85) iakttagit i embryosäckkärnor af *Lilium*, där nucleolus vid tiden för kromatintrådarnas längsdelning vacuoliseras för att sedan fragmenteras. Likaledes framgår af WAGERS (94) figg. 20—21, att nucleolus, som under kärndelningens metafaser står kvar som en hantelformig bildning, har en svampig byggnad, med all sannolikhet beroende på vacuolisering. Samma är förhållandet enligt GEORGEVITCH (98) i vegetativa celler af *Lupinus angustifolius*, i hvilka nucleolus vid profasens slut, då kromosomerna äro utdifferenterade, antager en amöboid form och vacuoliseras. —

Sammanfatta vi nu de i det föregående omnämnda fakta, komma vi till följande resultat:

- 1) *Nucleolusvacuoliseringen är ett lösningsfenomen, som i många fall är förorsakadt af de använda reagenserna.*
- 2) *I degenererande cellkärnor är vacuolisering vanlig.*
- 3) *När nucleolus vid kärndelningen försvinner, sker detta ofta genom lösning under bildning af vacuoler.*

Fixeras små stycken af *Stanhopea*-kalkblad med något af de vanliga fixeringsmedeln, t. ex. alkohol-ättiksyra (3 : 1), visa kärnorna på mikrotompreparat ett utseende, som i hög grad avviker från deras utseende i levande celler. Det visar sig då, att fixeringsmedlet utöfvar ett högst deformerande inflytande på icke blott kärnans storlek och form, såsom förut omnämnts, utan äfven på dess byggnad i allmänhet. Af de på levande material förefintliga, ytterst tydliga och karaktäristiska kinoplasma-membranerna och -trådarna saknas i allmänhet hvarje spår, och kärnan ter sig följaktligen som en enkelväggig, mer eller mindre oregelbunden blåsa.

Dess nucleolus, som på levande material framträder som en droppe, liggande i omedelbar närhet af och i kontakt med det omgifvande kärnnätet, synes *alltid* omgifven af en ljusare zon, hvars totala brist på färg, äfven på starkt öfverfärgade preparat, anger frånvaron af åtminstone med de vanliga tinktionsmedeln färgbara substanser. Denna ofärgade förgård synes till storleken stå i en viss proportion till den egentliga nucleoluskroppen, så att, ju större denna senare är, desto vidare är äfven dess förgård; och tvärtom, då nucleolus är liten, bildar förgården en mycket smal, ofärgad rand kring densamma. — Liknande bilder erhållas äfven på preparat af *Mercurialis annua*, och detta vid användandet af de mest skilda fixerings- och färgningsmetoder. Äfven i sådana fall, då flera nukleoler förekomma i samma kärna och vissa af dem ej äro större än kärnans kromatiska element, äro de dock alltid omgifna af en tydlig, om ock mycket smal förgård. I full öfverensstämmelse med dessa förhållanden står ROSENS (92) uppgift, att ¹⁾ »Eunucleoli» alltid äro omgifna af en klar zon, hvilken saknas hos de mindre »Pseudonucleolerna». Äfven för ROSENBERG (04), hvars figg. öfver *Capsella*- och *Zostera*-kärnor visa tydlig förgård, är densamma en egendomlig-

¹⁾ Hos SCILLA.

het, som är karaktäristisk för de äkta nukleolerna, en uppgift, hvars allmängiltighet åtminstone hvad *Capsella* angår förnekas af LAIBACH (07).

Hos en mängd autorer, isynnerhet af yngre datum, finner man, antingen direkt uppgifvet i texten eller med ledning af figurer, att nucleolus nästan undantagslöst skildras såsom omgifven af denna egenomliga förgård. Sålunda uppger SCHOTTLÄNDER (92), att i äggcellerna af *Gymnogramma chrysophylla* nukleolerna äro omgifna af en »vacuole». Samma bildning återfinna vi hos STOCK (93), ZACHARIAS (95), ROSEN (96), HUSS (01), CAMPBELL (01), WAGER (04), MISS MERRIMAN (04) o. s. v.

Redan af FLEMMING (82) påpekades emellertid, att den klara zon, som kunde iakttagas kring nukleolerna, icke var en naturlig bildning, utan en konstprodukt, uppkommen genom skrumpning af nucleolus. Denna uppfattning delas äfven af ZIMMERMANN (96). Likaledes anger DEBSKI (97), att hos *Chara fragilis* förgården ej finnes i lefvande celler, utan är en genom skrumpning uppkommen, artefakt produkt. STRASBURGER (05) framhåller äfven, att hos *Galtonia candicans* och *Funkia Sieboldiana* förgården är en konstprodukt; och i nyaste tid har samma uppfattning gjorts gällande af GEORGEVITCH (07, 08), som undersökt *Lupinus* och därvid funnit, att på friskt material en sådan förgård icke kan iakttagas och därför måste anses såsom en konstprodukt, framkallad af fixeringen.

Då det emellertid å andra sidan icke heller saknas uppgifter, som gå ut på, att förgården verkligen skulle tillkomma nucleolus i lefvande lifvet, vända vi oss åter till *Stanhopea*. Såsom förut framhållits, saknas i lefvande och fullt intakta celler hvarje spår af någon förgård, utan nucleolus omslutes tätt af själfva kärnmassan (*Fig. 73 a*). Suger man emellertid på förut angifvet sätt absolut alkohol eller alkohol-isättika öfver snitt, liggande i vatten, undergår kärnnukleolen, såsom förut skildrats, oftast vacuolisering samtidigt med att den krymper samman. Efter få ögonblick kan man dessutom iakttaga kring hvarje nucleolus en ljusare, i allmänhet cirkelrund zon, som ganska tydligt afgränsas från den omgifvande kärnmassan (*Figg. 75, 76*). Mycket skarpt framträder en sådan zon vid alkoholinverkan äfven på andra objekt. Samma fenomen har jag observerat i luftrötter af bl. a. *Oncidium sphacelatum*. Hos denna växt har jag dessutom i många fall kunnat konstatera, att äfven kring kärnan uppstår en liknande ljus ring. Liknande förhållanden ha observerats af REED (04), som i scutellum af *Zea Mays* funnit nästan hvarje cellkärna »surrounded by a vacuole». Utan tvifvel har

den perinucleära »vacuolen» här liksom hos *Oncidium* uppkommit därigenom, att nucleus aftagit i storlek. För *Oncidium* beror detta aftagande af kärnstorleken ovedersägligen på reagensernas inverkan; det är helt enkelt ett skrupningsfenomen. Däraf följer emellertid icke, att förklaringen är densamma, då det gäller nucleolus. Hos *Stanhopea* är nämligen vidden af den genom reagenset framkallade zonen nästan alltid betydligt större än den ursprungliga nukleolens, såsom en jämförelse mellan Figg. 73 a och 73 b, 74 a och 74 b utvisar. Det är häraf tydligt, att förgården, ty den ljusa zonen är ej annat, icke kan ha bildats genom skrupning enbart, såsom det antages af FLEMMING (82) och DEBSKI (97). Det antagandet ligger ju nära till hands, att de använda reagenserna verka vattenutdragande på nucleolus och att sålunda förgården skulle bildas på så sätt, att från nucleolus utströmmande vatten tränger kärnans nätverk ut mot dess periferi. Osannolikt är heller icke, att förgårdsbildningen uppstår på så sätt. I hvarje fall kan en sådan verkan af reagenserna vara en bidragande faktor, äfven om densamma ej är den enda medverkande. Det vill nämligen synas, som om äfven nucleolusvacuoliseringen spelade en ej obetydlig roll i förgårdsbildningen, åtminstone hos *Stanhopea*, där den så godt som regelbundet är en följd af reagensernas inverkan. Genom alkoholens inverkan löses ju nucleolus delvis. Det är ju under sådana förhållanden icke otänkbart, att de lösta ämnena diffundera ut genom den olösta nukleolarmassan och därvid tränga kärnnätet undan¹⁾. Huru härmed emellertid förhåller sig, är i detta sammanhang likgiltigt, hufvudsaken är, att förgårdsbildningen är en företeelse, som framträder först vid »fixeringsmedelns» inträngande och icke kan spåras i lefvande lifvet. Vid användandet af de traditionella fixeringsmedeln uppträder sålunda förgården konstant; annorlunda är emellertid förhållandet, om man använder den af LIDFORSS utarbetade fixeringsmetoden. För kontrollundersökning enligt denna utmärkta metod utsattes tangentialsnitt genom epidermis under cirka 10 sekunder för inverkan af osmiumångor (2 % osmiumsyrelösning), hvarefter de på af LIDFORSS angifvet sätt successivt

¹⁾ Dessa utdiffunderade ämnen, af hvad slag de nu äro, fällas icke af alkohol och intaga därför ett rum, nämligen förgården, som icke låter sig färgas. FARMER and SHOVELS (05) förklaring, att, när i nucleolus på fixerad material »the solidified matter is thrown down, the light aureole represents the fluid, non precipitable remainder», är därför riktig under den förutsättningen, att en partiell lösning af nucleolus med därpå följande utdiffundering af de lösta ämnena föregått den egentliga fixeringen.

öfverfördes till 40 % Alkohol, i hvilken de fingo kvarligga ett dygn. Därför öfverfördes de så småningom till 90 % Alkohol, där de under 1 à 2 dygn härdades. Efter härdningen återfördes de raskt till vatten och öfverfördes sedan i en blandning af 1 d. koncentrerad vattenlösning af fuchsin och 9 d. 0,1 % Jodgröntlösning, hvilken blandning utspäddes med 4 gånger sin volum vatten. Efter 15 minuter eller ibland först efter ännu längre inverkan framträdde en ganska vacker dubbel-färgning af kärnan med färgfördelningen så som af LIDFORSS (l. c.) angifvits. I de allra flesta fall visade det sig då, att i de delar af snittet, som genom sitt afstånd från snittkanterna kunde antagas vid fixeringens början innehålla fullt intakta celler, kärnans nucleolus *icke* var omgifven af någon förgård, utan begränsades utåt direkt af kärnans nätverk (Figg. 77—80). M. a. o., vid användandet af denna förträffliga fixeringsmetod återgifvas förhållandena alldeles så, som de på lefvande material kunna direkt iakttagas. Utmärkta bilder erhöles äfven, om snitten under några få sekunder behandlades med WEIGERT's hämatoxylin, till sin dubbla volym utspädd med vatten. RUSSOWS (99) förklaring, att man icke kan hålla det för sannolikt, att förgårdarne »Kunstprodukte, resp. Schrumpfungsprodukte sein sollen», — — — »da dieselben an den verschiedensten Objekten und nach den verschiedensten Präparationsmethoden auftreten» — — —, är sålunda alldeles icke riktig. Tvärtom, vid användande af sådana metoder, som fixera kärnorna så, som de verkligen äro byggda intra vitam, uppträda inga förgårdar. Blott i undantagsfall träffar man emellertid i den moderna cytologien på fall, då kärnfigurerna och de skildrade förhållandena antyda, att fixeringen någorlunda närmat sig idealet.

Sålunda torde det skrivas enbart på fixeringens konto, att enligt HOLFERTY (01) hos *Potamogeton natans* förgård saknas i alla kärnor från och med archespormodercellen till och med den befruktade äggcellen. Tillförlitligheten af HOLFERTY's figurer bestyrkes bl. a. af hans uppgift, att i archespormodercellen »The nucleus — — — is often surrounded by an area of hyalin cytoplasm (kinoplasm) — — —». Denna hyalina »cytoplasma-area» torde nämligen vara identisk med LIDFORSS' och MIEHE's kinoplasmatiske membraner, bildningar, hvilka af vanliga fixeringsmedel i regel totalt förstöras. HOLFERTY's uppgifter bestyrka sålunda mina iakttagelser, att förgården är en konstprodukt.

Enligt MARTINS MANO (05) däremot är förgården ingen konstprodukt, utan resultatet af ämnesomsättningen i kärnan under dess tillväxt.

I rotmeristemet af *Solanum tuberosum* och *Phaseolus vulgaris* ligger enligt MANO nucleolus i en hållighet, fylld af en hyalin vätska. — — »qui semble n'être pas analogue à l'enchylème qui baigne le réseau chromatique», och som »repousse ce réseau vers la périphérie de la cavité nucléaire — —». Den »perinucleolära vacuolen» tillväxer enl. MANO i samma mån, som nucleolus tilltar i storlek. Dessa MANO's påståenden torde emellertid få anses vara obevisade, alldenstund, så vidt af hans afhandling framgår, inga iakttagelser äro gjorda på lefvande material, utan slutsatserna uteslutande äro baserade på studiet af fixerad material. Åtskilliga fakta i MANO's egen afhandling tala emellertid på det allra bestämdaste emot hans tolkning af den »perinucleolära vacuolen». För det första är den ofta omgifven af »une sorte de membrane à sa limite externe» och för det andra är den stundom genom-satt af chromatintrådar, som förbinda nucleolus med kärnnätet. Om nämligen den perinucleolära membranen under lefvande lifvet bildar en vägg mot kärnnätet, tarfvar förekomsten af kromatiska förbindelsetrådar tvärs igenom densamma en särskild förklaring. Andra förhållanden i MANO's figg. antyda emellertid, att dessa icke torde fullt naturtroget återge den lefvande kärnans byggnad, utan i högre eller mindre grad få anses som konstprodukter. Nucleolus har sålunda på en del figg., 2, 3, 4, 7, 8, I a, II, III, VII, X, XII en oregelbunden form. Den är i kanten ojämn och har stundom, såsom i fig. II, små triangulära taggar i kanten. Denna oregelbundenhet torde knappast kunna vara för handen i lefvande lifvet. Ty om nucleolus, som består af en låt vara segflytande vätska, sväfvade fritt i en perinucleolär vätska, så skulle den ovillkorligen förekomma såsom ett mer eller mindre idealiskt klot. I hvarje fall har man svårt att tänka sig sådan ojämnhet i begränsningen som figg. utvisa. Det ligger väl därför närmast till hands att tänka sig, att nucleolusformen icke obetydligt påverkats af de använda fixeringsvätskorna, i analogi med hvad som på lefvande material kan direkt iakttagas hos *Stanhopea*. Det lider med all sannolikhet intet tvifvel, att icke nucleolus vid fixeringsvätskornas inträngande kontraherar sig och därvid antager en oregelbunden form. Men än mera; denna kontraktion kommer sannolikt till stånd därigenom, att vissa i nucleolus förekommande vätskor diffundera ut under inverkan af fixeringsmedeln. Äfven om också den perinucleolära vacuolen är en vital företeelse, är det mer än sannolikt, att densammans omfång genom de nukleolära vätskornas utdiffunderande ansenligt ökas, speciellt i kärnor med så

kolossal nukleolarmassa som hos *Phaseolus* och *Solanum*, så mycket mera, som nukleolerna ofta äro starkt vacuoliserade.

Vända vi oss ännu en gång till de förbindningstrådar, som af flera författare angifvits existera mellan kromatinnätverket och nucleolus! Som nämnt har MARTINS observerat fina trådar mellan nätverket och nucleolus. Enligt MARTINS ha dessa trådar bildats därigenom, att vissa kärnnätstrådar efter »tassement polaire» häftat fast vid nucleolus och sedan hållit sig kvar under bildningen af den perinukleolära vacuolen. Trådarna äro sålunda bildade af kärnnätet enl. MARTINS. Liknande förbindningstrådar uppge äfven DUGGAR (00) för *Symplocarpha foetidis* och *Peltandra undulata* mellan de under utbildning varande chromosomerna och nucleolus samt ANDREWS (02) i profaserna hos *Magnolia* och *Liriodendron*. WAGER (04) har likaledes i rotspetsar af *Phaseolus* funnit nucleolus upphängd i förgården genom ett antal fina trådar, hvilka emellertid »are only visible in stained specimens».

Hvarken i *Stanhopea* eller *Mercurialis annua* har jag någonsin funnit spår af dylika förbindningstrådar. Det är emellertid af ett visst intresse, att GEORGEVITCH (08), som ju hos *Lupinus* funnit förgården vara en konstprodukt, dock har iakttagit förbindningstrådar mellan nucleolus och kärnnätet. Det visar nämligen, att dylika trådar kunna bildas vid reagensers inverkan. Liksom DUGGAR, ANDREWS, WAGER och MARTINS anser äfven GEORGEVITCH, att trådarna bildas af nätverket, hvilket, då nucleolus kontraherar sig, på vissa ställen häftar fast vid denna och drages ut i fina trådar. I MARTINS', likaväl som i GEORGEVITCH's figurer finner man emellertid inga hållpunkter, som bestyrka detta kategoriska påstående. Tvärtom, så väl nucleolusformen, dess taggighet i kanten (jmf. t. ex. fig. 6 hos GEORGEVITCH och fig. XXVI b hos MARTINS) som den eventuella förekomsten af »membran» kring den perinukleolära vacuolen synas snarare tala för, att trådarna härstamma från nucleolus och äro utdragna partier af denna. Frånsedt det förhållandet, att denna förklaring synes vara både enklare och naturligare än den MARTINS-GEORGEVITCH'ska, tyckas vissa förhållanden i ROSEN's (96) figurer öfver kärnor af *Hyacinthus orientalis* i allra högsta grad stödja densamma. I fig. 1 tab. II är kärnnätet färgadt blått; nucleolus, ligande i centrum af en färglös »Vorhof», är tecknad röd. De förbindningstrådar, som på fig. förefinnas mellan nucleolus och kärnnätet, äro tecknade röda, d. v. s. angifvas vara bildade af samma substans som nucleolus. Hur ha då dessa trådar uppstått? Helt enkelt därigenom,

att nucleolus, som vid reagensers tillsättande kontraheras, härvid på vissa punkter häftar fast vid chromatin nätverket. Dess sega massa, som väl i allmänhet är mera lättflytande än chromatinsubstansen i nätverket, drages härvid ut i fina trådar, hvilka sålunda på fixerad material synas genomsätta den likaledes artefakta förgården. Dylka bilder, som sålunda äro helt och hållet missvisande, betyda alldeles icke, såsom af flera författare förfäktats, att nucleolus under lefvande lifvet står genom kromatinbryggor i förbindelse med kärnnätet, och ännu mindre kunna de nyttjas såsom bevis för påståendet, att kromosomer och nucleolus stå i genetiskt samband med hvarandra, såsom t. ex. WAGER (04) gjort.

Till slut ännu några ord om nucleoli natur.

Nukleolernas konstanta försvinnande under kärndelningen, hvilket i de flesta fall sker genom lösning af nucleolusmassan, lämnar som bekant icke något rum för giltigheten af den af ZIMMERMANN'ska satsen »Omnis nucleolus e nucleolo». Nukleolerna äro, såsom HUMPHREY (94) uttrycker sig, »keine individuelle Bestandtheile, sondern unbestimmte Massen von Nucleolarsubstanz». De uppstå såsom nybildningar i dotterkärnorna och ge sig till en början tillkänna såsom en opak granulering, bildad af en mängd smånukleoler. Dessa flyta småningom tillsammans till större droppar, hvilka i sin ordning samlas till en eller vanligen ett fåtal nukleoler. Dessa äro sålunda morfologiskt ingenting annat än ansamlingar af nukleolarsubstans, som på grund af sin flytande konsistens antaga droppform. Äfven om nukleolerna äro karaktäristiska element i cellkärnan, äro de icke morfologiska enheter af samma valör som exempelvis kromosomerna. Ett slags stöd för uppfattningen af nukleolerna som distinkta element i kärnan synes lämnas af den stundom uppgifna nukleolarmembranen.

Sålunda uppger MANN (92), att i embryosäcken af *Myosurus minimus* hvarje polkärnas nucleolus är »enclosed by a very faintly stained nucleolar membrane» och MARTINS (l. c.), att den perinukleolära vacuolen stundom är omgifven af en slags membran. Å andra sidan förnekas på det allra bestämdaste af ROSEN (96), att förgården är omgifven af en membran, och af figg. hos JOHNSON (00), GRÉGOIRE & WYGÆRTS (04) och äfven MARTINS MANO (05) framgår, att förgården ofta saknar skarp begränsning. Sannolikt är också, att nucleolus alltid icke är omgifven af en särskild, egen membran. När en sådan tycks förekomma, beror det med största sannolikhet därpå, att i dessa fall kärnnätets innersta

del som en slags tät vägg sluter sig kring nucleolus. Ty liksom kärnmembranen är bildad af kinoplasma och tonoplasten bildas ur cytoplasman vid dess kontakt med cellsaften, så är säkerligen »nucleolusmembranen» ingenting annat än kärnnätets inre begränsning.

4. Kärndelningen.

Som jag i det föregående har anmärkt, synes kärnnätets färgbarhet tilltaga i samma mån som kärnan närmar sig karyokinesen. Samtidigt med att kärnans nätverk framträder tydligare, undergå också dess kromatinelement diverse förändringar. Under profasens allra tidigaste stadier yttra sig dessa förändringar framför allt däri, att kromatinkornens individualitet och autonomi för en kort tid framträda med minskad tydlighet. Med andra ord, kärnstrukturen påminner mera om den typiskt retikulerade byggnad, som finnes hos cellkärnor af ROSENBERGS *Fritillaria*-typ. *Fig. 81* illustrerar detta stadium af profasen. Kromatinkornen ha här icke den regelbundna form som i hvilande kärnor, utan bli genom utskott mer eller mindre amoebalika och visa en viss tendens att sträcka sig på längden. Under detta tidiga stadium stå de ännu på mångfaldigt sätt i förbindelse med hvarandra. Snart nog minskas emellertid de förbindande anastomosernas antal (*Fig. 82*), samtidigt med att kromatinelementens längssträckning blir mera genomgående. I *Fig. 81* se vi, att denna kromatinkornens sträckning ej försiggår samtidigt i hela kärnan. Af de fem kromatinelementen ha de två stjärnformiga knappt börjat förändra gestalt, medan de tre äro tydligt långsträckta. Ännu tydligare framträder denna oliktidighet i kromatinelementens omvandlingar i *Fig. 82*. I kärnans ena hälft äro kromatinanhopningarne ännu tämligen oregelbundna och stå genom trådar i förbindelse med hvarandra, medan däremot i kärnans andra hälft dessa trådar saknas, så att de cylindriska, mer eller mindre oregelbundet böjda kromatinmassorna ligga skilda från hvarandra. Med andra ord: kromosomernas utdifferentiering försiggår icke simultant i hela kärnan, utan efter hand.

När kärnan förbereder sig till delning, sker detta sålunda på så sätt, att dess nätverk indrages till kromatinkornen, samtidigt med att dessa förlängas. Det kan icke vara något tvifvel om, att de kromatiska centra, som i hvilande kärnor förekomma i bestämdt antal, bilda hufvudsumman af de kromosomer, som i *Fig. 83* finnas utdiffe-

rentierade, eller kanske rättare sagdt utgöra de blifvande kromosomernas grundstomme. Ty om vi jämföra en hvilande kärna med väl utveckladt nätverk (*Fig. 62*) med en kärna, i hvilken kromosomerna differentierats till aflånga, cylindriska kroppar (*Fig. 83*), synes det föga sannolikt, att kromosomerna bildats af blott den kromatinmassa, som ingår i den hvilande kärnan. Det synes fastmera, som om kärnans kromatinmassa under profaserna i hög grad ökas. Det gäller härvidlag en ökning af nukleinsubstansen sådan densamma konstaterats af ZACHARIAS (87) i rotspetsen af *Tradescantia virginica*. I *Fig. 83* hafva kromosomerna ännu icke fullständigt separerat och äro icke heller färdigbildade. I *Fig. 84* hafva vi sålunda 3 kromosomer, som ännu icke hunnit draga till sig förbindningstrådarna fullständigt. Deras begränsning blir på grund häraf ojämn och taggig. Kromosomerna bildas således genom en koncentration af kärnans hela kromatinmassa till förut bestämda centra. Härvid låter det sig ej göra att särskilja något akromatiskt stratum såsom bärare af kromatinsubstansen, och några särskilda kromatinkorpuskler i de utdifferentierade kromosomerna kunna ej heller iakttagas. Hela nätverket i den hvilande kärnan är m. a. o. substantiellt enhetligt och består uteslutande af kromatinsubstans. När profasen inledes, *bildas aldrig något sammanhängande spirem*; en enhetlig kromatintråd existerar sålunda aldrig på något stadium af kärndelningens profas. Väl kan ofta de i utbildning stadda kromosomernas anordning ofta vara sådan, att bilder, snarlika spirem, kunna erhållas. Sålunda kunna kromosomerna ofta ligga med sina ändar närmade intill hvarandra och vid låg förstoring ge illusionen af en sammanhängande spiremtråd. Vid starkare förstoring visar det sig emellertid alltid, att kontinuiteten blott är skenbar; mellan de olika kromatinelementen finnes alltid ett visst mellanrum, som dock ofta under de första skedena i kromosombildningen kan genomsättas af fina trådar, analoga med anastomoserna mellan kromosomernas flanker. Aldrig bildas emellertid vid somatiska delningar en sammanhängande spiremtråd, ur hvilken sedan kromosomerna skulle bildas genom segmentering, utan redan under profasens tidigare stadier framträda desamma som själfständiga element. VAN WISSELINGH (99), som efter särskilda metoder undersökt kärnans förhållanden före delningen hos *Leucojum* och *Fritillaria*, skildrar kromosombildningen på ungefär samma sätt. Enligt VAN WISSELINGH bildas kromosomerna ur kärnnätet därigenom, att en del af de fina trådar, som förbinda kromatinklumparne och

— kornen, drar sig tillsamman. De till en början långa och smala kärntrådar, som på så sätt uppstå, bilda emellertid ej en enda tråd. Behandlas nämligen kärnor, hvilka befinna sig i »Knäuelstadium», med kromsyra, lösas förbindelserna mellan de olika kärntrådarne, så att dessa bli fria från hvarandra. På grund häraf kan VAN WISSELINGH ej antaga tillvaron af ett sammanhängande spirem. Likaledes har ej MOTTIER (00) i tetraspormodercellerna af *Dictyota dichotoma* kunnat konstatera ett sammanhängande spirem, medan däremot i vegetativa celler »there is developed a distinct chromatin-spirem as in higher plants» (l. c. p. 175.). Fig. 18, som skulle illustrera förekomsten af ett typiskt spirem, synes emellertid snarare tala för, att »spiremet» är sammansatt af ett antal själfständiga, från hvarandra fria trådar. Hos *Magnolia* och *Liriodendron* synes i pollenmodercellerna enligt ANDREWS (02) ej heller bildas något sammanhängande spirem. De omsorgsfullaste och säkerligen mest betydelsefulla undersökningarne öfver kromosombildningen i vegetativa celler hafva i nyare tid utförts af GRÉGOIRE & WYGAERTS (04). Hos *Trillium* bildas sålunda kromosomerna ur det alveolära kärnnätet genom »concentration et homogénéisation» af de vakuo-liserade kromosomer, hvaraf den hvilande kärnans nätverk är samman-satt. »A aucun moment de la prophase, il n'existe un spirème continu» (l. c. p. 45). Hos *Solanum tuberosum* och *Phaseolus vulgaris* finnes enligt MARTINS (05) i vegetativa kärnor aldrig något spirem, ett faktum, som jämte den totala frånvaron af spirem i vegetativa kärnor hos *Tril-lium* och *Allium* låter GRÉGOIRE (06) förmoda, att öfverhufvud aldrig något sammanhängande spirem bildas i somatiska karyokineser. Med tillhjälp af VAN WISSELINGHS kromsyremetod har äfven SIJPKENS (04) kunnat hos *Fritillaria imperialis* påvisa kromosomernas fria ändar under »spiremstadiet». Hos *Zygnema* sönderfaller likaledes under pro-faserna kärnans nätverk direkt till kromosomer utan föregående spi-rembildning (ESCOVEZ 07). Samma är förhållandet enligt BEROHÉ (09) hos *Marsilia*, i hvars vegetativa kärnor ett sammanhängande spirem icke kan påvisas. Och på samma sätt som hos *Zygnema* försiggår enligt ESCOVEZ (09) kromosombildningen hos *Stypocaulon scoparium*. Slutligen anger äfven MÜLLER (09), att hos *Yucca*-arter kromosomerna under deras bildning aldrig sammanhänga till en enda tråd. För *Ep-hedra trifurca* angifver LAND (04), att i mikrospormodercellerna spire-met segmenteras i 12 kromosomer och hänvisar till fig. 8. Såväl an-ordningen af kromosomerna som det förhållandet, att dessa äro för-

bundna med hvarandra genom talrika anastomoser, synes emellertid på det allra bestämdaste tala för, att deras bildning ej föregåtts af ett spiremstadium med kromatinmassan förlagd till en sammanhängande tråd. LANDS fig. 8 är så ytterligt lik min Fig. 83 af *Mercurialis*, att det knappast kan betvivlas, att båda bilderna representera samma slags kromosombildning. Med största sannolikhet torde därför hos *Ephedra* i likhet med hos *Mercurialis* spirembildning ej förekomma.

Af de i det föregående refererade litteraturuppgifterna framgår, att af en mängd forskare förekomsten af sammanhängande spirem ej kunnat konstateras hos talrika växter af så godt som alla systematiska grupper. Beaktansvärdt är framför allt, att så godt som alla under senare tid utförda undersökningar öfver somatiska kärndelningar i föreliggande fråga gifvit samma resultat. Det moderna litteraturmaterialet jämte mina egna resultat i fråga om kromosombildningen hos *Mercurialis* kan ej annat än bestyrka min åsikt, att *i somatiska kärndelningar bildas öfverhufvud aldrig hos växterna något sammanhängande spirem, utan kromosomerna utdifferentieras direkt ur kärnnätet och äro redan från sitt första framträdande under profaserna morfologiskt själfständiga kromatinelement*. Annorlunda synes emellertid förhållandet enligt talrika författare vara vid den heterotypiska kärndelningens inledande. Denna kärndelnings speciella egenart och ändamål gör det emellertid a priori sannolikt, att kromosombildningen här försiggår eller i hvarje fall kan försiggå efter ett från de enkla somatiska delningarne afvikande schema. Rent teoretiskt sedt bör emellertid den homöotypiska kärndelningen visa större öfverensstämmelse med den somatiska. Den homöotypiska delningen är ju strängt taget ingenting annat än den första somatiska karyokinesen i gamofytgenerationen, om ock densamma just genom den speciella mekanismen i den heterotypiska kärndelningen kommer att genomföras på ett särskildt sätt. Därigenom, att i regel redan under den heterotypiska kärndelningen längsklyfningen af enkelkromosomerna är påbörjad, inträder kärnan under interkinesen icke i något egentligt hvilostadium.

Nyligen har emellertid LEWIS (08) påvisat, att hos *Pinus* och *Thuja* dotterkärnorna efter den heterotypiska delningen ingå i ett verkligt hvilostadium. När sedan den homöotypiska delningen inträder, bildas ett spirem, men »this spirem is never entirely complete, as there are always many folds and occasional cross branches» (l. c. p. 540). Hos *Mercurialis* ligger äfven, såsom framgår af Fig. 27, mellan den hetero-

och den homöotypiska delningen ett hvilostadium, under hvilket de båda dotterkärnorna antaga fullt somatisk struktur. När sedan den »homöotypiska» delningen sätter in, tycks densamma icke väsentligt avvika från en vanlig somatisk delning. Lika litet som exempelvis under kärndelningarne i embryosäcken något sammanhängande spirem kan konstateras, lika litet inträder spirembildning vid den homöotypiska delningen; åtminstone har jag aldrig på det använda materialet kunnat konstatera någon sådan.

I det föregående har jag omnämnt, att i hvilande kärnor någon parvis gruppering af kromatinkornen ej är genomgående, såsom äfven framgår t. ex. af *Figg. 54—63*. Ännu mindre har jag kunnat godkänna STRASBURGERS (09) uppfattning om bildningen af bivalenta kromatinkorn genom sammansmältning af univalenta sådana. I vissa fall (*Figg. 60, 65*) kan dock en paranordning af kromatinkornen mer eller mindre tydligt konstateras. I anslutning till dessa fakta är det tydligt, att under profasernas allra första stadier i regel icke någon tydlig parbildning af kromosomerna kan iakttagas (*Figg. 64, 81*).

Annorlunda förhåller sig saken, när kromosomerna utdifferentierats. Redan 1901 har GUIGNARD (01) meddelat en bild af den befruktade äggcellens kärnplatta hos *Najas major* (l. c. fig. 11), enligt hvilken de 12 kromosomerna ligga ordnade till tydliga par. STRASBURGER (05), som först konstaterade en parvis anordning af kromosomerna i diploida, vegetativa kärnor hos *Galtonia* och *Funckia*, ser i denna parbildning en hopslutning af ♂-liga och ♀-liga kromosomelement, hvilka äro homologa med hvarandra och redan i kopulationskärnan så att säga funnit hvarandra (06). Typisk parbildning af kromosomer har STRASBURGER sedermera konstaterat hos *Pisum* (07), *Lilium Martagon* (08), och mer eller mindre tydligt i kärnplattor af *Mercurialis* (09). Äfven i GEERTS' (07) Fig. 1. Taf. VI från en ståndare af *Oenothera Lamarckiana* ger sig en tydlig parbildning af kromosomerna till känna. Likaså har också MÜLLER (09) hos *Yucca*-arter observerat utomordentligt tydlig parvis gruppering af kromosomerna i kärnplattorna. Slutligen anger äfven ROSENBERG (09), att hos *Crepis* de 6 kromosomerna ligga parvis ordnade, ett förhållande, så mycket intressantare, som hvarje par har sin kromosomstorlek.

Återvända vi nu till förhållandena hos *Mercurialis*, så försiggår ju som förut nämnts utdifferentieringen af kromosomerna utan spirembildning. Kromosomerna så att säga utformas kring vissa centra, som i

den hvilande kärnan finnes tillstådes som »kromatinkorn». När kromosomernas utbildning skridit så långt, att de antagit aflång form (*Fig. 83*), kan oftast en ganska utpräglad paranordning af kromosomerna konstateras. Ännu tydligare framträder denna på något senare stadier (*Figg. 85—87*), då kromosomernas anastomoser mer eller mindre fullständigt försvunnit. I kärnplattan komma därför kromosomerna att ingå parvis. I samma mån som anastomoserna mellan kromosomerna försvinna, antaga dessa allt mer och mer en typiskt rundad form. Under utbildningen framträda kromosomerna i allmänhet såsom hela bildningar. Stundom kan man dock (*Figg. 84, 86*) på tidiga stadier iakttaga, hurusom kromosomerna visa en viss tendens till dubbelhet. Med andra ord, kromosomernas längsklyfning, som af GRÉGOIRE (06) o. a. anses som ett profasfenomen, är hos *Mercurialis* åtminstone antydd på relativt tidiga profasstadier. Mera genomförd framträder kromosomklyfningen först då kromosomernas kontraktion nått sin höjdpunkt, d. v. s. vid bildningen af kärnplattan. Vid denna tidpunkt kan man nämtigen iakttaga, huru hvarje kromosompar består af 4 komponenter, uppenbarligen uppkomna genom klyfning af de ursprungliga två kromosomerna. *Fig. 88* föreställer en kärnplatta från fruktväggen af en ♀-blomma. Af de 6 kromosomparen äro blott 5 intagna i teckningen. Af dessa kan blott i det ena paret någon klyfning af enkelkromosomerna icke tydligt iakttagas. De öfriga 4 parens enkelkromosomer ha alla redan undergått klyfningar, så att i stället för tydliga kromosompar tydliga kromosomtetrader kunna iakttagas. Möjligtvis är detta förhållande orsaken till, att STRASBURGER (09) funnit kärnplattor med mer än 12 kromosomer. *Fig. 89* visar en kärnplatta på ett senare stadium, då kromosomklyfningen är fullkomligt genomförd. I fig. ha för tydlighetens skull icke alla kromosomerna medtagits.

I fråga om den tidpunkt, då kromosomdifferentieringen försiggår, äro uppgifterna i litteraturen växlande (se KOERNICKE 03 p. 115). I fråga om *Mercurialis* framgår af *Figg. 82—87*, att kromosomernas utbildning försiggår, innan ännu kärnmembranen försvinner. Membranen försvinner nämligen först vid bildningen af kärnplattan (*Fig. 88*).

När kromosomklyfningen i kärnplattan är fullkomligt genomförd, d. v. s. när kärndelningen befinner sig på det stadium, som representeras af *Fig. 89*, är också nucleolus försvunnen. Under kromosomernas utbildning står nucleolus aldrig i organisk förbindelse med kromatinelementen och deltagar sålunda ej i kromosombildningen, såsom det

på senare tid har förfäktats af bl. a. WAGER (04) och GEORGEVITCH (08). *Figg. 82–87* demonstrera detta förhållande. Under hela profasen stå nukleolerna kvar intakta, och något aftagande af nukleolarmassan i samband med bildningen af kromosomerna har icke kunnat konstateras. Hvad sedan beträffar själfva försvinnandet af nucleolus, ha därom som bekant olika meningar uttalats (se ZIMMERMANN 96). Särskildt synas mig de uppgifter, som röra nukleolernas fragmentation och utstötande i cellens protoplasma, i detta sammanhang förtjäna uppmärksamhet. Sålunda har SCHAFFNER (01) under senare stadier af kärndelningen hos *Erythronium* observerat sferiska kroppar, hvilka han anser vara utstötta nukleoler. Särskildt intresse erbjuder MURBECKS (01) skildring af nukleolernas förhållande hos framför allt centralkärnan hos parthenogenetiska *Alchemilla*-arter. »Beim Verschwinden der Kernmembran, oder noch früher, zerfallen die grösseren Nucleolen (im Centrkern giebt es nur einen einzigen) in eine Menge kleinere, welche in das umgebende Plasma ausgestossen werden, wo sie immer mehr zerstreut und zugleich immer feiner verteilt werden, um sich wahrscheinlich schliesslich aufzulösen» (l. c. p. 33). Liknande extranukleära nukleoler har MARTINS (05) iakttagit hos *Solanum* och *Phaseolus*. Hos *Mercurialis* har jag aldrig funnit fragmentation af nucleolus. Från nukleolerna stammande stycken har jag aldrig sett strödda vare sig i plasman eller i kärnans spindelfigur. Andra förhållanden visa dock, att nucleoli försvinnande icke försiggått utan att lämna spår efter sig. Mot slutet af profaserna förändrar ofta nucleolus gestalt; den blir exempelvis aflång (*Fig. 85*) och synes i kärnplattornas första utvecklingsstadium mer eller mindre oregelbunden (*Fig. 88*). Uppenbarligen framkallas dessa bilder af nukleolernas mer eller mindre utpräglade vätskenatur. När sedan nucleolus under metafasen försvunnit, antager hela kärnspindeln vid hämatoxylinfärgning en gråaktig färgton. Användes fuchsin-jodgrönt såsom färgvätska, sticker kärnspindeln af genom en skarpare röd färgton än den kringliggande plasman. Samma egendomlighet har jag genom vänligt tillmötesgående beredts tillfälle att iakttaga på preparat, som af Professor LIDFORSS förfärdigats efter den förut omnämnda osmiumalkoholmetoden. Det är härvidlag att märka, att den röda färg, som kärnspindeln antager med fuchsin-jodgrönt, icke enbart är bunden vid de kinoplasmatiska spindeltrådarne. Dessa synas fastmera ligga i en grundmassa, som kännetecknas af erythrofil. Under sådana förhållanden ligger det ju nära till hands att sätta nucleoli försvinnande i sam-

band med färgbarheten af innehållet mellan kärnspindelns trådar. Vare sig nucleolus löses genom ett från protoplasman stammande agens eller på grund af andra förhållanden bringas i fint fördeladt tillstånd, blir väl ändå alltid en del af nukleolarsubstansen mekaniskt innesluten inom de kinoplasmatiska spindeltrådarne. Denna diffusa nucleolussubstans färgas på vanligt sätt, och med all sannolikhet ha vi att söka orsaken till den speciella färgton, som plägar karaktärisera kärnspindlar, i närvaron af mellan kinoplasmatrådarne befintlig nukleolarsubstans.

Återvända vi sedan till kromosomernas förhållande under metafasen, erbjuder detsamma intet särskildt af intresse. På normalt sätt vandra kromosomhälfterna efter klyfningen af enkelkromosomerna till hvar sin pol, där de omgifva sig med en membran.

Till en början ligga kromosomerna i de unga dotterkärnorna tätt packade intill hvarandra, så att en oregelbunden gyttring af kromatinelement erhålles, i hvilken det är lönlöst att söka särskilja de enskilda komponenterna (*Fig. 90*). Det är detta stadium, som GRÉGOIRE & WYGÆRTS (04) ha kallat »*tassement polaire*». På detta stadium har kärnmembran ännu icke hunnit bildas, och naturligtvis låter det sig heller icke göra att särskilja någon nucleolus. I och med detsamma som kärnmembran bildas i dotterkärnorna och afsöndrandet af kärnsaft börjat, trängas kromosomerna i dotterkärnorna isär, hvarvid det i allmänhet lätt låter sig göra att bestämma deras antal till 12. *Fig. 91*, som visar två systerkärnor omedelbart efter, sedan kärnmembran bildats, illustrerar detta stadium efter »*tassement polaire*». Någon nucleolus har ännu ej kommit till synes. Hvad som emellertid på detta stadium främst intresserar, äro de fina, såväl enkla som grenade kromatinsträngar, som synas utgå från kromosomerna. Dessa senare äro fullkomligt homogena och hafva af allt att döma icke undergått några inre förändringar i form af vakuolisering eller dyl. Kromatintrådarna synas ibland spända från kromosom till kromosom; ibland synas de åter som utskott från kromosomerna, hvilka sluta fritt i kärnsaften. Af allt att döma äro de icke platta band eller lameller, utan cylindriska trådar med i tvärsnitt mer eller mindre typiskt rundad gestalt. GRÉGOIRE & WYGÆRTS (04) fatta dessa anastomoser och utskott som en naturlig följd af »*tassement polaire*». När nämligen under vandrigen mot kärnspindelns poler kromosomerna efter hand trängas allt mera samman i det allt trängre koniska rum, som spindeltrådarne bilda, måste de till slut af utrymmesskal packa sig så tätt samman som möjligt och

undgå då heller icke att komma i kontakt med hvarandra. De bilda då »tassement polaire». När sedan detta kromosomaggregat omgifvit sig med en sluten membran, blir en nödvändig följd af kärnsaftafsöndringen den, att mellanrummen mellan kromosomerna ökas. »Cela étant, nous admettons, que ces liens latéraux entre les bâtonnets sont le résultat d'un phénomène analogue á celui qui se passe lorsque deux corps gélatineux, mis assez intimement en contact, sont ensuite graduellement écartés l'un de l'autre. Dans ce cas, il reste, entre les deux corps, des filaments d'union qui ne sont pas autre chose que de la substance gélatineuse étirée. De même, les anastomoses que nous étudions maintenant ne sont que de la substance chromosomique étirée entre deux bâtonnets qui s'écartent l'un de l'autre après un contact assez étroit» (l. c. p. 17—18). Mot denna GRÉGOIRE & WYGÆRTS' uppfattning af bildningen af anastomoserna mellan kromosomerna under »tassement polaire» kunna emellertid åtskilliga anmärkningar göras. Först och främst: huru låter sig en sådan bildning af kromosomanastomoser, uppkomma tillfälligtvis och planlöst genom passiv tänjning af kromosomsubstans, förena med den af GRÉGOIRE & WYGÆRTS omfattade teorien om kromosomernas individualitet? Frånsedt inkonsekvensen i att betrakta en del anastomoser som alldeles osjälfständigt uppkomna, medan deras försvinnande förklaras genom en aktiv kromosomverksamhet, synes det mig teoretiskt omöjligt att upprätthålla den skarpa gräns de olika kromosomelementen emellan, som individualitetsteorien fordrar. Det blefve då svårt att förklara, hvarför kromosomerna från mitos till mitos äro hvarandra fullkomligt lika. Antag t. ex. att GRÉGOIRE & WYGÆRTS uppfattning vore tillämplig på kärnor med olika stora kromosomer! Antag, att en mycket liten och en mycket stor kromosom under »tassement polaire» kittas samman och härigenom under särryckandet blifva med en kromatinbrygga förbundna med hvarandra under kärnans hvilostadium ända till nästa profas! Om denna hopkoppling är fullt passiv, huru kommer det sig då, att vid följande profas åter två kromosomer med den ursprungliga storleksdifferensen bildas? Lika gärna kunde den förbindande kromatinbryggan gå till endera af kromosomerna som fördelas på båda. Med andra ord, kromosomernas relativa storlek skulle kunna undergå låt vara minimala, så ändå icke oväsentliga växlingar. Därtill kommer naturligtvis också, att kromosomernas egenartade kvalitativa karaktärer, för hvilka enligt STRASBURGER

(05) den olika storleken är ett uttryck, skulle genom substansutbyte ständigt variera.

Hvad *Mercurialis* särskildt beträffar, tyda åtskilliga förhållanden på, att kromosomanastomoserna här näppeligen kunna bildas genom någon passiv tänjning af klabbig kromatinmassa. Omedelbart efter »tassement polaire» synas nämligen som förut anmärkts kromosomerna fullkomligt massiva. Ej heller kan på något senare stadium af deras utvecklingscyklus antydan till vakuolbildning i deras inre spåras. Vakuolisering af kromosomerna kan därför, såsom strax närmare skall utvecklas, hos *Mercurialis* icke vara orsaken till uppkomsten af kärnnätet. Återstår då den passiva tänjningen af kromosomkroppen såsom förklaringsgrund till anastomosbildningen. Om förbindningstrådarne bildas enbart genom passiv tänjning, så är det ju tydligt, att de skulle vara talrikast omedelbart efter »tassement polaire». I hvarje fall skulle icke deras antal under kärnans utveckling ökas i samma mån som det ifrågavarande kärnstadiet är aflägsnadt från »tassement polaire». Så är emellertid just förhållandet hos *Mercurialis*. Jämföra vi nämligen *Fig. 91*, som visar en karyokines strax efter »tassement polaire», med *Fig. 92*, som visar en något längre hunnen kärndelning med utbildad skiljevägg mellan dotterkärnorna och regenererad nucleolus, så se vi, att kromosomernas utskott och anastomoser äro talrikare i den senare än i den förra. *Figg. 93* och *94* demonstrera två dotterkärnor från ungefär samma utvecklingsstadium som *Fig. 92*. Äfven här äro kromatintrådarne mera markerade än i *Fig. 91*. Ännu större blir skillnaden, om vi till jämförelse välja en kärna i hvila, t. ex. *Fig. 62* eller *Fig. 67*. Det är sålunda otvetydigt, att ju äldre en kärna är, d. v. s. ju längre tid förflutit sedan näst föregående mitos, desto tydligare och rikare utveckladt är äfven dess nätverk. Det är sålunda alldeles utslutet, att dess nätverk bildats genom passiv tänjning af kromosomsubstans. Åtminstone kan icke en sådan tänjning enbart förklara dess uppkomst.

Under sådana förhållanden måste man, synes det mig, söka förklaringen till kärnnätets uppkomst i en aktiv verksamhet af kromosomerna. GRÉGOIRE & WYGÆRTS (04) och i anslutning till dem MARTINS (05), ESCOYEZ (07, 09) o. a. se i kromosomernas vakuolisering den förnämsta orsaken till uppkomsten af kärnnätet. Redan mycket tidigt under telofasen utbildas nämligen såsom en följd af ämnesomsättningen i kromosomerna en vätska, som inuti kromosomerna bildar små, till

en början skilda droppar. Ju längre kromosomernas verksamhet pågår, desto större och talrikare bli dessa droppar. De sammanflyta efter hand till en del sinsemellan, och på så sätt erhålles så småningom af hvarje kromosom en svampig massa med talrika vakuoler. Genom ömsesidigt närmande af dylika vakuoliserade kromosomer samt på grund af de förut omnämnda förbindningstrådarne mellan kromosomerna uppstår vid rekonstruktionen kärnans nätverk. Det säger sig ju själf, att resultatet af en sådan kärnrekonstruktion blir uppkomsten af ett alveolärt nätverk.

Huru förhålla sig emellertid kromosomerna under telofaserna hos *Mercurialis*? Som förut antydts kan hvarken under stadierna omedelbart efter »tassement polaire» eller senare under kärnans hviloperiod någon vakuolbildning i kromosomerna iakttagas. Kromosomerna förbli ständigt fullkomligt homogena utan antydning till blåsighet. Den direkta iakttagelsen ger sålunda intet stöd för en vakuoliseringssteori i enlighet med den af GRÉGOIRE & WYGÆRTS framställda. Sannolikt försiggår också kärnrekonstruktionen efter ett helt annat schema. Dock skulle man möjligen kunna tänka sig, att en kromosomvakuolisering ändock förekommer, men att densamma skulle vara inskränkt till kromosomernas yttersta lager.

En sådan vakuolisering sker emellertid med största sannolikhet icke. Kromosomernas sidopartier synas nämligen alltid lika kompakta som deras midtpartier. Om kärnnätets uppkomst stode i något samband med ytlig kromosomvakuolisering, skulle en sådan göra sig gällande icke blott omedelbart efter »tassement polaire», utan äfven, och detta i högre grad, på senare stadier, då ju, såsom en jämförelse mellan *Figg. 91* och *62* visar, kärnnätets täthet ökas proportionellt med kärnans ålder.

Af kromosomernas förhållanden efter kärndelningen, af deras kompakta byggnad och af kärnnätets struktur på olika åldersstadier ser jag mig nödsakad att söka förklaringen till kärnnätets uppkomst i något annat än kromosomernas vakuolisering. Det GRÉGOIRE-WYGÆRT'SKA schemat för kärnrekonstruktionen kan jag sålunda icke bringa i samklang med företeelserna i kärnan under dess telofas. Redan i min föregående uppsats om kärnstrukturen hos Euphorbiaceerna (08) uttalade jag den förmodan, att kärnrekonstruktionen skulle försiggå på det sätt, som af BOVERI (87) teoretiskt fordrats, då han uppställde sin hypotes om kromosomernas individualitet. Enligt denna BOVERIS uppfattning

förhålla sig kromosomerna som »Individuen, ich möchte sagen elementarste Organismen, die in der Zelle ihre selbständige Existenz führen. Die Form derselben, die wir sie in den Mitosen finden, als Fäden oder Stäbchen, ist ihre typische Gestalt, ihre Ruheform, die je nach den Zellenarten, ja, je nach den verschiedenen Generationen derselben Zellenart, wechselt. Im sogenannten ruhenden Kern sind diese Gebilde im Zustand ihrer Tätigkeit. Bei der Kernrekonstruktion werden sie aktiv, sie senden feine Fortsätze, gleichsam Pseudopodien, aus, die sich auf Kosten des Element verästeln, bis das ganze Gebilde in dieses Gerüstwerk aufgelöst ist und sich sogleich mit den in der nämlichen Weise umgewandelten übrigen verfiltzt hat, dass wir in dem dadurch entstandenen Kernretikulum die einzelnen konstituierenden Elemente nicht mehr auseinander halten können» (enl. BOVERI 04 p. 3). Efter allt att döma försiggår hos *Mercurialis* kärnrekonstruktionen just på detta, af BOVERI skildrade sätt, alltså därigenom, att kromosomerna likt amöber sända ut pseudopodieliiknande utskott, som förgrena sig och träda i mer eller mindre intim förbindelse sinsemellan. Denna aktiva verksamhet tager sannolikt sin början redan under »tassement polaire». På grund af kromosomernas hopgyttring på detta stadium kunna emellertid då ännu icke några utskott särskiljas. Så fort emellertid kromosomaggregatet luckras upp och hvarje kromosoms gränser kunna tydligt iakttagas, ge också utskotten sig till känna. Till en början äro de emellertid ytterst svaga, relativt fåtaliga och obetydligt grenade (*Fig. 91*). De tyckas ofta sluta blindt i kärnsaften, ett förhållande, som väl helt enkelt betyder, att de ännu icke hunnit spänna öfver till nästa grannkromosom eller varit i tillfälle att träda i förbindelse med andra pseudopodier. Efter hand som kärnan tillväxer (*Fig. 92*), ökas äfven pseudopodiernas antal och mäktighet; de förgrena sig allt mer och mer och bilda tillsammans det ofta komplicerade nätverk, som med lämplig fixering och färgning kan iakttagas hos hvilande kärnor. På grund af detta sätt för kärnrekonstruktionen följer med nödvändighet, att kärnnätets struktur blir typiskt retikulerad.

5. Kromosomernas individualitet och den eventuella förekomsten af apogami.

I Afd. 2, Kap. IV har jag påvisat, att den hvilande kärnans kromatinkorn till antalet öfverensstämma med kromosomerna under mito-

serna och att denna öfverensstämmelse berättigar till slutsatsen, att kromatinkornen äro identiska med kromosomerna. Därmed vill jag icke hafva sagdt, att kromatinkornen utgöra oförändrade kromosomer, utan blott, att de representera dem. De äro, för att tala med OVERTON (05), »prochromosomer», kromatiska centra, som äro bildade af kromosomer och till hvilka under profaserna kromosombildningen koncentreras. I Afd. 4, Kap. IV har jag närmare skildrat utbildningen af kromosomerna under profaserna och deras senare förändringar under telofaserna. Af denna skildring framgår, att kontinuiteten i utvecklingskedjan prokromosomer — kromosomer — prokromosomer är obruten från mitos till mitos. Med andra ord, den hvilande kärnans prokromosomer stanna alltid från moderkärnans prokromosomer och äro egentligen intet annat än karyokinesens kromosomer.

På sid. 33 har jag på tal om uppkomsten af fortplantningsdugliga frön på isolerade ♀-plantor af *Mercurialis* anmärkt, att strukturen af endospermkärnorna i dylika frön lämnar beviset för, att trots alla försiktighetsmått de »utan befruktning» utbildade fröna likväl måste haft en befruktning att tacka för sin tillkomst. I endospermen af på normalt sätt efter befruktning utvecklade frön är som nämnt prokromosomernas antal 18 (Fig. 71), såsom ju är att vänta, alldenstund den primära endospermkärnan uppstått genom sammansmältning af tre kärnor med vardera 6 kromosomer. Undersöka vi nu endospermen i sådana frön, som till synes uppstått apogamt, så visar det sig, att vi här träffa alldeles samma struktur som i vanliga endospermkärnor. D. v. s. i det mer eller mindre tydliga nätverket ligga skarpt framträdande prokromosomer, hvilkas antal *i allmänhet utan svårighet kan fastställas till 18.* (Figg. 95—98). Om befruktning icke förekommit, kunde man tänka sig endospermen uppkommen antingen ur kärnor med reduceradt eller med oreduceradt kromosomtal. I förra fallet skulle sålunda hvarje polkärna haft 6 kromosomer, centralkärnan och de ur denna uppkomna endospermkärnorna 12; i senare fallet skulle tydligen dessa kärnors kromosomer, resp. prokromosomer vara 24. Nu är emellertid deras antal 18, och förklaringen till detta tal kan jag ej finna vara annan än den, att centralkärnan, som bildas genom sammansmältning af två polkärnor med vardera 6 kromosomer, kopulerat med en spermakärna med likaledes 6 kromosomer. På grund af endospermkärnornas byggnad anser jag mig därför berättigad till den slutsatsen,

att i de fall, då experimentella undersökningar tyckas bevisa förekomsten af embryobildning utan befruktning hos *Mercurialis annua*, torde denna embryobildning hänföras till befruktning genom accessoriska ♂-blommor, som trots alla försiktighetsmått på ♀-plantorna själfva kommit till utveckling.

Zusammenfassung der Resultate.

Die vorliegende Arbeit ist seit einigen Jahren vorgenommen worden um Klarheit über die angebliche fakultative Apogamie bei *Mercurialis annua* zu gewinnen. Da die entgegengesetzten Angaben über die Fähigkeit dieser Pflanze eine mehr oder weniger grosse Zahl keimfähiger Samen ohne Befruchtung hervorbringen zu können vornehmlich zu dem sporadischen Auftreten männlicher Blüten auf weiblichen Stöcken zurückzuführen sind, habe ich besonders darauf geachtet, eventuell auftretende ♂-liche Blüten unschädlich zu machen. Natürlich sind die Versuchspflanzen, welche ich benutzt habe um über das Vorkommen oder Nicht-Vorkommen von Samenentwicklung ohne Befruchtung entscheiden zu können, bei solchen Versuchsanordnungen geerntet worden, dass Befruchtung bei männlichen Pflanzen unmöglich hat stattfinden können. Die isolierten ♀-lichen Pflanzen sind vereinzelt kultiviert — in jedem Topf nur eine Pflanze —, so dass eine eingehende Untersuchung jeder Pflanze ermöglicht worden ist. Die Versuchspflanzen habe ich in solchen *Mercurialis annua*-Rassen gewählt, welchen anscheinend beinahe völlig das Vermögen des Produzieren accessori-scher, ♂-licher Blüten fehlt. Es hat sich aber gezeigt, dass auch wenn einer Rasse im freien Zustand accessorische, ♂-liche Blüten auf den weiblichen Pflanzen fehlen, die Verhältnisse sich ändern, wenn während einer längeren Zeit Befruchtung dauernd ausbleibt. Es scheint, als ob auch rein weibliche Pflanzen bei mangelnder Befruchtung die Fähigkeit besässen durch einen selbstregulatorischen Vorgang männliche Blüten produzieren zu können. Die weiblichen Pflanzen habe ich darum nur eine beschränkte Zeit verwenden können, weil sie nach einer Zeit so reichlich ♂-liche Blüten entwickelten, dass sie unanwendbar wurden. Wie es aus der Tabelle Seite 26 hervorgeht, habe ich in einem Versuche, welcher von August bis Januar dauerte, 125 Embryo besitzende Früchte

bekommen. Während dieser Zeit habe ich nur eine einzige männliche Blüte wahrgenommen. Wenn man kritiklos diese Resultate verwenden wollte, müsste die Schlussfolgerung meiner experimentellen Untersuchungen einfach diejenige sein, dass *M. annua* die Fähigkeit besässe, ohne Befruchtung reife Samen hervorbringen zu können. Vorherige Erfahrungen hatten mir aber belehrt, dass das Auftreten sporadischer, ♂-licher Blüten oft sehr schwer zu konstatieren ist, da die männlichen Blüten sehr gern zwischen älteren weiblichen Blüten eines Knäuels hervorspriessen und sich sehr leicht sowohl durch ihre geringe Grösse als durch ihren kurzen Dauer der Wahrnehmung entziehen. Es wurde mir daher klar, dass die positiven Resultate, die ich durch meine experimentellen Untersuchungen gewonnen hatte, erst durch cytologische Befunde gestützt werden mussten um als einwandfreie Belege für eine Samenentwicklung ohne Befruchtung gelten zu können. Die embryologisch-cytologischen Untersuchungen, die ich daher vorgenommen habe, haben aber keine Stütze für meine experimentellen Befunde geliefert. Im Gegenteil hat die genaue Untersuchung von Endospermkernen in solchen Samen, die sich auf isolierten weiblichen Pflanzen »ohne Befruchtung« entwickelt haben, zu voller Evidenz gezeigt, dass, trotz der Isolierung und trotz einer täglichen Durchmusterung der Versuchspflanzen, eine Pollinierung der samenentwickelnden Blüten jedoch stattgefunden haben muss. Ich komme zu dieser interessanten Tatsache später zurück.

Der Untersuchung über die Embryologie habe ich besondere Aufmerksamkeit gewidmet, da nur diese den definitiven Beweis für das Vorkommen parthenogenetischer Embryobildung liefern kann. Das Archesporium wird in gewöhnlicher Weise durch eine subepidermale Initialzelle angelegt (*Fig. 5*), die nach Bildung einer einfachen (*Fig. 10*) oder seltener einer doppelten Tapetenzellreihe zu Embryosackmutterzelle wird. Betreffs der Integumentbildung ist hervorzuheben, dass das äussere Integument nicht immer, wie dies für die Euphorbiaceen sonst charakteristisch ist, vor dem inneren angelegt wird. Im Gegenteil ist es wahrzunehmen, dass das innere Integument sich zu einer Zeit entwickeln kann, wo noch keine Spuren eines äusseren Integuments zu sehen sind (*Fig. 15*). Die Tetradenteilung der Embryosackmutterzelle ist eine vollständige. Die Reduktion der Chromosomenzahl findet während des ersten Teilungsschritts statt. Hierbei trennen sich die beiden Tochterzellen durch eine vollständige Scheidewand, und ihre

Kerne gehen in einen typischen Ruhezustand ein, bevor die »homöotypische« Teilung angedeutet wird (*Fig. 27*). Nach einiger Zeit vollzieht sich auch diese Teilung, wobei die Teilungsebene der oberen der beiden nach der heterotypischen Teilung entstandenen Schwesterzellen gewöhnlicherweise schräg ist (*Fig. 28*), sich aber auch senkrecht stellen kann (*Fig. 29*). Die reduzierte Chromosomenzahl beträgt sich auf 6. Die Weiterentwicklung des Embryosackes vollzieht sich in der gewöhnlichen Weise. Niemals habe ich wahrnehmen können, dass die Reduktionsteilung unterbleibt. Die Eizelle besitzt somit immer die reduzierte Chromosomenzahl, und da keine Wiederherstellung der somatischen Zahl in der Eizelle stattfindet, besitzt diese keine Fähigkeit sich parthenogenetisch zu entwickeln. Apogamie durch vegetative Sprossung kommt nicht vor.

Der Zellkern von *Mercurialis* bietet manche interessante Erscheinungen dar. In embryonalen Zellen hat er gewöhnlich die reglementierte, rundliche Gestalt, so aber nicht in ausgewachsenen Zellen. Die Epidermiszellen des Stengels haben z. B. regelmässig vielgestaltete, oft ganz fantastische Kerne (*Figg. 46—53*). Bei gewöhnlichen Fixierungsmethoden wird indessen die Kerngestalt zerstört: man erhält dann im Allgemeinen typische, rundliche Kerne. Bei Anwendung der LIDFORSS'schen Osmiumdampfmethodode gelingt es aber vorzüglich, die Kerne in ihrem natürlichen Zustand zu konservieren. Es zeigt sich dann auch, dass die Kernwandung aus einer Kinoplasmahülle gebildet ist. Diese kinoplasmatische Kernwandung sendet feine Fortsätze aus, die sich verzweigen, an den Chromatophoren ansetzen und diese völlig einschliessen. Diese Strukturen werden aber bei traditioneller Fixierung fast immer völlig zerstört.

Betreffs der inneren Struktur ist hervorzuheben, dass diese ganz dieselbe in allen Geweben der Pflanze ist. Bei Färbung mit Fuchsinjodgrün scheint die chromatische Substanz auf eine Anzahl isolierter Körner beschränkt zu sein. In mit Hämatoxylin gefärbten Präparaten tritt indessen zwischen den Körnern ein zartes Gerüstwerk hervor. Besonders scharf ist dieses bei Kernen zu sehen, die sich zur Teilung vorbereiten. Die Chromatinkörner sind meistens zu zwölf in jedem Kern vorhanden. Ihre Grösse schwankt ein wenig, so dass neben kleineren auch grössere zu sehen sind. Die Angabe STRASBURGERS (09), dass die grossen Körner durch Zusammenschmelzen von einfachen Körnern zu Stande kommen und demnach eine Art Sammelchromoso-

men darstellen sollten, habe ich nicht bestätigen können. Im Gegenteil habe ich konstatieren können, dass die ungleiche Grösse nichts mit der Valens der Körner zu tun hat. *Jedes Korn* ist eine einfache Bildung, die ein Chromosom der Mitosen representiert.

Der Nukleolus tritt immer in auf gewöhnliche Weise fixiertem und gefärbtem Material mit einem deutlichen Vorhof auf und zeigt sich oft vakuolisiert. Der Deutlichkeit wegen habe ich das Verhalten des Nukleolus zu Fixierflüssigkeiten bei *Stanhopea* untersucht. Es zeigt sich, dass in völlig intakten Zellen der Nukleolus fast immer völlig homogen ist und dass ihm ein Vorhof fehlt (*Fig. 73 a*). Bei Zusatz von z. B. Alkohol-Eisessig ist es leicht wahrzunehmen, wie Nukleolus bei dem Eindringen dieser Flüssigkeit plötzlich ein wenig schrumpft und dabei seine Homogenität verliert. Gleichzeitig giebt er sich mit einem Vorhof um (*Fig. 73 b*). Offenbar ist die Vakuolisierung eine Lösungserscheinung, die von der Fixierflüssigkeit hervorgebracht wird. Wenn die gelösten Substanzen hindurchdiffundieren, treiben sie das Kerngerüst zurück und rufen somit den Vorhof hervor.

Wenn bei *Mercurialis* der Kern im Begriff steht, sich durch Teilung zu vermehren, geschieht dies auf folgende Weise. Die Chromatinsubstanz wird zu den Chromatinkörnern dadurch konzentriert, dass das Netzwerk eingezogen wird. Hierbei nehmen die sich hinausedifferenzierenden Chromosomen eine längliche Gestalt an. Spirembildung kommt niemals vor. Sie sind zuerst mit dünnen Fäden verbunden und ordnen sich zu mehr oder weniger deutlichen Paaren (*Fig. 85*). Allmählich werden sie aber kürzer, und wenn sie in die Kernplatte eintreten, besitzen sie eine fast kugelförmige Gestalt. Ihre Längsspaltung, die oft schon in den früheren Prophasen zum Vorschein kommt, vollzieht sich in der Kernplatte. Da die Chromosomen in diese, zu Paaren vereinigt, eingetreten sind, können ganz nette Chromosomentetraden wahrgenommen werden (*Fig. 88*). Zu dieser Zeit ist der Nukleolus verschwunden und seine Substanz z. Teil innerhalb der Spindelfigur verteilt. In den Telofasen sammeln sich die Tochterchromosomen zuerst zu einem »tassement polaire«. Nach der Bildung einer Kernwand gehen aber die Chromosomen auseinander. Es zeigt sich dann, dass sie feine Fortsätze aussenden (*Figg. 91—94*), die sich allmählich verzweigen, mit einander anastomosieren und schliesslich das Netzwerk des ruhenden Kerns bilden. Vakuolisierung der Chromosomen kommt nicht vor. Die Knotenpunkte des Kernnetzes stellen demgemäss die Chromosomen-

körper vor; das Netzwerk wird durch deren pseudopodienartige Ausläufer hervorgebracht.

Schliesslich einige Worte über die Struktur der Endospermkerne solcher Samen, die scheinbar »ohne Befruchtung« sich entwickelt haben. Diese Kerne besitzen die gewöhnliche Struktur. *Ihre Chromatinkörner sind aber zu 18 vorhanden.* Da die Chromatinkörner aber Chromosomen sind, muss offenbar eine Befruchtung stattgefunden haben. Der Centrankern des Embryosackes wird nämlich vor der Befruchtung durch Zusammenschmelzen der beiden Polkerne hergestellt und besitzt, weil Reduktion nicht vorhergegangen ist, 12 Chromosomen. Das Endosperm, das aus dem Centrankern nach dessen Kopulation mit einem Spermakern hervorgeht, muss folglich in seinen Kernen 18 Chromosomen haben. Das Vorkommen von 18 Chromatinkörnern in den Endospermkernen beweist demnach, dass, auch wenn Befruchtung isolierter, weiblicher Blüten anscheinend nicht stattgefunden hat, die Entwicklung reifer Samen zu einer Befruchtung zurückzuführen ist.

Litteraturförteckning.

- ALSTON, CHR., Edinburgh. Neue Versuche und Bemerkungen. I. [enl. REGEL l. c.].
- ANDREWS, F. M., Karyokinesis in *Magnolia* and *Liriodendron* with special reference to the behavior of the chromosomes. [Beih. Bot. Centralbl. 11. 1902.].
- ASCHERSON, P. & GRÆBNER, P., Flora des nordostd. Flachlandes. Berlin 1898—99.
- BAILLON, H. E., Étude générale du groupe des Euphorbiacées. Paris. 1858.
- BALL, J., Specilegium Floræ Maroccanæ. [Journ. Linn. Soc. vol. XVI. 1877.].
- BERGHS, J., Les cinèses somatiques dans le Marsilia. [La Cellule. T. 25. 1909.].
- BITTER, G., Parthenogenesis und Variabilität der *Bryonia dioica*. [Abh. d. naturw. Ver. Bremen. Bd. XVIII. 1904.].
- , Zur Frage der Geschlechtsbestimmung von *Mercurialis annua* durch Isolation weiblicher Pflanzen. [Ber. d. deutsch. Bot. Ges. Bd. 27. 1909.].
- BOUCHÉ, C., Umwandlung der Geschlechter der Pflanzen. [Monatsschr. d. Ver. zur Beförd. des Gartenbaues in den Kgl. preuss. Staaten etc. Berlin 1880.].
- BOVERI, TH., Über die Befruchtung der Eier von *Ascaris megalocephala*. [Sitz. Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München. Bd. 3. 1887.].
- , Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena. 1904.
- BUSCALIONI, L., Osservazioni e ricerche sulla cellula vegetale. [Ann. del R. Ist. Bot. Roma. Anno 7. 1898.].
- CAMERARIUS, R. J., De sexu plantarum epistola. 1694. [Über das Geschlecht der Pflanzen; übersetzt und herausgegeben von M. MÖBIUS. Leipzig 1899].
- CAMPBELL, D. H., The Development of the Flower and Embryo in *Lilæa subulata*, H. B. K. [Ann. of Bot. Vol. 12. 1898.].
- , The Embryosac of *Peperomia*. [Ann. of Bot. Vol. 15. 1901.].
- CARUEL, T., Una mezza centuria di specie e di generi fondati in botanica sopra casi teratologici o patologici. [Nuov. Giorn. Bot. Ital. T. 12. 1880.].

- CAVARA, F., Intorno ad alcune strutture nucleari. [Estratto dagli Atti del R. Istituto Botanico dell' Università di Pavia, vol. 5. 1897.].
- , Breve contribuzione alla conoscenza del nucleolo. [Boll. della Soc. Bot. Ital. 1902.].
- CHABERT, A., Sur une erreur géographique des flores de France et sur une forme nouvelle de *Mercurialis annua* L. [Bull. de la Soc. bot. de France. T. 28. 1881.].
- DE CANDOLLE, A., Physiologie végétale ou exposition des forces et des fonctions vitales des végétaux. T. 2. Paris. 1832.].
- , Prodr. Syst. nat. Regni Veg. T. 15. 1862—64.
- DEBSKI, B., Beobachtungen über Kerntheilung bei *Chara fragilis*. [Jahrb. wiss. Bot. Bd. 30. 1897.].
- DUGGAR, M. B., Studies in the Development of the Pollen-grain in *Symplocarpha foetida* and *Peltandra undulata*. [Bot. Gaz. Vol. 29. 1900.].
- ESCOVEZ, E., L'élément nucléaire et la caryocinèse chez le *Zygnema*. [La Cellule. T. 24. 1907.].
- , Caryocinèse, Centrosome et Kinoplasme dans le *Stypocaulon scoparium*. [La Cellule. T. 25. 1909.].
- FARMER, T. B., and SHOVE, D., On the structure and development of the somatic and heterotype chromosomes of *Tradescantia virginica*. [Quart. Journ. Micr. Science. Vol. 48. 1905.].
- FLEMMING, W., Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung. Leipzig. 1882.
- FRYE, TH. C., A morphological study of certain *Asclepiadaceæ*. [Bot. Gaz. Vol. 34. 1902.].
- GEERTS, J. M., Über die Zahl der Chromosomen von *Oenothera Lamarckiana*. [Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 25. 1907.].
- GEOFFROY, M., Sur la structure et l'usage des principales parties des Fleurs. [Mém. de l'Acad. Royale des Sciences. 1711.].
- GEORGEVITCH, P., Cytologische Studien an den geotropisch gereizten Wurzeln von *Lupinus albus*. [Beih. Bot. Centralbl. Bd. 22. 1907.].
- , Zur Nukleolusfrage. Ein Beitrag zur Kenntniss der Bildung von Nukleolus in vegetativen Zellen von *Lupinus angustifolius* und *Allium Cepa*. [Beih. Bot. Centralbl. Bd. 23. 1908.].
- GRÉGOIRE, V., La structure de l'élément chromosomique au repos et en division dans les cellules végétales (*Racines d'Allium*). [La Cellule T. 23. 1906.].
- GRÉGOIRE, V. & WYGAERTS, A., La reconstitution du noyau et la formation des chromosomes dans les cinèses somatiques. I. *Racines de Trillium grandiflorum* et télophase homœotypique dans le *Trillium cernuum*. [La Cellule. T. 21. 1904.].
- GRENIER, M. & GODRON, M., Flore de France. 1855.
- GUÉPIN, J. P., Flore Maine et Loire. Ed. 3. 1845. (Enl. Ascherson & Græbner 99).

- GUIGNARD, L., Nouvelles recherches sur le noyau cellulaire et les phénomènes de la division communs aux végétaux et aux animaux. [Ann. d. Sc. Nat. Paris. Bot. Sér. 6. 20. 1885.].
- , La double fécondation chez le *Najas maior*. [Journ. de Bot. vol. 15. 1901.].
- HEYER, FR., Untersuchungen über das Verhältniss des Geschlechtes bei einhäusigen und zweihäusigen Pflanzen, unter Berücksichtigung des Geschlechtsverhältnisses bei den Thieren und dem Menschen. [Bericht des Landwirtsch. Inst. d. Univ. Halle 1884.].
- HOLFERTY, G. M., Ovule and embryo of *Potamogeton natans*. [Bot. Gaz. Vol. 31. 1901.].
- HOTTES, CH. F., Ueber den Einfluss von Druckwirkungen auf die Wurzel von *Vicia Faba*. Inaug. Diss. Bonn. 1901.
- HUMPHREY, J. E., Nucleolen und Centrosoma. [Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 12. 1894.].
- HUSS, H. A., Morphologie und Physiologie der Antipoden. Inaug. Diss. Zürich. 1906.
- JOHNSON, D. S., On the Endosperm and Embryo of *Peperomia pellucida*. [Bot. Gaz. Vol. 30. 1900.].
- JUEL, O. H., Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung *Antennaria*. [K. Sv. Vet.-Ak. Handl. Bd. 33. 1900.].
- JÖNSSON, B., Om Embryosäckens utveckling hos Angiospermerna. [Acta Univ. Lund. T. 16. 1879—80.].
- KERNER, A. v., Das Pflanzenleben bd. II. 1891.
- KOERNICKE, M., Der heutige Stand der pflanzlichen Zellforschung. [Ber. d. deutsch. Bot. Ges. Bd. 21. 1903.].
- KRÜGER, W., Über ungeschlechtliche Fortpflanzung und das Entstehen weiblicher Individuen durch Samen ohne Befruchtung bei *Mercurialis annua* und anderen diöcischen Pflanzen. [Ber. d. deutsch. Bot. Ges. Bd. 26. 1908.].
- LAGERBERG, T., Studien über die Entwicklungsgeschichte und systematische Stellung von *Adoxa moschatellina*. [K. Sv. Vet.-Ak. Handl. Bd. 44. 1909.].
- LAIBACH, FR., Zur Frage nach der Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich. [Beih. Bot. Centrabl. Bd. 22. 1907.].
- LAND, V. J. G., Double Fertilization in Compositæ. [Bot. Gaz. Vol. 30. 1900.].
- , Spermatogenesis and Oogenesis in *Ephedra trifurca*. [Bot. Gaz. Vol. 38. 1904.].
- LECOQ, H., Recherches sur la reproduction des végétaux. Clermont 1827.
- LEWIS, J. M., The behaviour of the chromosomes in *Pinus* and *Thuja*. [Ann. of Bot. Vol. 22. 1908.].

- LIDFORSS, B., Ueber Kinoplasmatische Verbindungsfäden zwischen Zellkern und Chromatophoren. [Lunds Univ. Årsskr. N. F. Afd. 2. Bd. 4. 1908.].
- LONGO, B., Esiste chromatolisi nei nuclei normali vegetali? [Ann. del R. Ist. Bot. Roma. Anno 7. 1898.].
- MACFARLANE, J. M., The structure and Division of the vegetable Cell. [Trans. of the Bot. Soc. of Edinburgh. Vol. 14. 1881.].
- , Observations on Vegetable and Animal Cells; Their Structure, Division and History. I. The Vegetable Cell. [Trans. of the Roy. Soc. of Edinburgh. Vol. 30. 1885.].
- MALTE, M. O., Untersuchungen über eigenartige Inthaltkörper bei den Orchideen. [Bih. K. Sv. Vet.-Ak. Handl. Bd. 27. 1902.].
- , Om cellkärnans byggnad hos Euphorbiaceerna. [Bot. Not. 1908.].
- MANN, G., The embryo-sac of *Myosurus minimus* L. A Cell Study. [Trans. and Proc. of the Bot. Soc. of Edinburgh. Vol. 19. 1892.].
- MARCHANT, M., Observations sur la nature des plantes. [Hist. de l'Acad. royale des sciences. 1719.].
- MARTINS MANO, TH., Nucléole et chromosomes dans le méristème racinaire de *Solanum tuberosum* et *Phaseolus vulgaris*. [La Cellule. T. 22. 1905.].
- MERRIMAN, M. L., Vegetative Cell Division in *Allium*. [Bot. Gaz. Vol. 37. 1904.].
- MIEHE, H., Histologische und experimentelle Untersuchungen über die Anlage der Spaltöffnungen einiger Monocotylen. [Bot. Centralbl. Bd. 78. 1899.].
- MURBECK, S., Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung *Alchemilla*. [Lunds Univ. Årsskr. Bd. 36. Lund. 1901.].
- , Über Anomalien im Baue des Nucellus und des Embryosackes bei parthenogenetischen Arten der Gattung *Alchemilla*. [Lunds Univ. Årsskr. Bd. 38. Lund. 1902 a.].
- , Über die Embryologie von *Ruppia rostellata* Koch. [K. Sv. Vet.-Akad. Handl. Bd. 36. 1902 b.].
- MURRILL, W. A., The Development of the Archegonium and Fertilization in the Hemlock Spruce (*Tsuga canadensis* Carr.). [Ann. of Bot. Vol. 14. 1900.].
- MÜLLER, C., Über karyokinetische Bilder in den Wurzelspitzen von *Yucca*. [Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 47. 1909.].
- NAUDIN, M. CH., Observations relatives à la formation des graines sans le secours du pollen. [Compt. rend. d. séanc. de l'Acad. d. scienc. T. 43. 1856.].
- MEMEC, B., Ueber die karyokinetische Kerntheilung in der Wurzelspitze von *Allium Cepa*. [Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 33. 1899.].
- OVERTON, J. B., Parthenogenesis in *Thalictrum purpurascens*. [Bot. Gaz. vol. 33. 1902.].

- OVERTON, J. B., Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dicotylen. [Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 42. 1905.].
- PARLATORE & CARUEL., Flora Italiana. Firenze. 1850—96.
- PAYER, J.-B., Traité d'organogénie comparée de la fleur. Paris. 1857.
- RAMISCH, F. X., Beobachtungen über Samenbildung ohne Befruchtung am Bingelkraute (*Mercurialis annua*). Prag. 1837.
- REED, H. S., A Study of the Enzym-secreting Cells in the Seedlings of *Zea mays* and *Phoenix dactylifera*. [Ann. of Bot. Vol. 18. 1904.].
- REGEL, E., Die Parthenogenesis im Pflanzenreich. Eine Zusammenstellung der wichtigsten Versuche und Schriften über Samenbildung ohne Befruchtung nebst Beleuchtung derselben nach eigenen Beobachtungen. [Mém. de l'Acad. imp. d. sc. de St.-Petersbourg VII:e sér. T. 1. 1859.].
- REICHENBACH, H. G., Icones Flor. Germ. et. Helv. T. 5. 1841.
- ROSEN, F., Beiträge zur Kenntniss der Pflanzenzellen. I. Ueber tinctionelle Differenzen verschiedener Kernbestandtheile und der Sexualkerne. [Cohns Beitr. z. Biol. d. Pflanz. Bd. 5. 1892.].
- , Beiträge zur Kenntniss der Pflanzenzellen II. Studien über die Kerne und die Membranbildung bei Myxomyceten und Pilzen. [Cohns Beitr. z. Biol. d. Pflanz. Bd. 6. 1893.].
- , Beiträge zur Kenntniss der Pflanzenzellen. III. Kerne und Kernkörperchen in meristematischen und sporogenen Geweben. [Cohns Beitr. z. Biol. d. Pflanz. Bd. 7. 1896.].
- ROSENBERG, O., Ueber die Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich. [Flora. Bd. 93. 1904.].
- , Zur Kenntniss der präsynaptischen Entwicklungsphasen der Reduktionsteilung. [Svensk bot. Tidskr. Bd. 2. 1908.].
- , Zur Kenntnis von den Tetradenteilungen der Compositen, [Svensk Bot. Tidskr. Bd. 3. 1909.].
- RUSSOW, A., Beiträge zur Morphologie des pflanzlichen Zellkerns. Inaug. Diss. Rostock 1899.
- SCHAFFNER, J. H., A contribution to the life-history of *Erythronium*. [Bot. Gaz. Vol. 31. 1901.].
- SCHLEIDEN, M. J., Beiträge zur Phytogenesis. [Müllers Arch. f. Anat. 1838.].
- SCHMID, B., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Scrophulariaceæ. Diss. Zürich. 1906.
- SCHOTTLÄNDER, P., Beiträge zur Kenntniss des Zellkerns und der Sexualzellen bei Kryptogamen. [Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pflanzen. Bd. 6. 1893.].
- SCHWEIGER, J., Beiträge zur Kenntniss der Samenentwicklung der Euphorbiaceen. [Flora. Bd. 94. 1905.].
- SHAW, W. R., The Fertilization of *Onoclea*. [Ann. of Bot. Vol. 12. 1898.].
- SIJPKENS, B., De kerndeeling by *Fritillaria imperialis*. [Inaug. Diss. Groningen. 1904.].

- SPALLANZANI L., Experiences pour servir à l'histoire de la génération des animaux et des plantes, traduit par JEAN SENEBIER, Genève 1785.]
- STOCK, G., Ein Beitrag zur Kenntniss der Proteinkrystalle. [Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pflanzen. Bd. 6. 1893.].
- STRASBURGER, E., Ueber Polyembryonie. [Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 12. 1878.].
- , Ueber den Theilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältniss der Kerntheilung zur Zelltheilung. [Archiv f. Mikr. Anat. Bd. 21. 1882.].
- , Die Apogamie der Eualchemillen. [Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 41. 1904.].
- , Die stofflichen Grundlagen der Vererbung im organischen Reich. Jena 1905.
- , Typische und allotypische Kernteilung. [Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 42. 1906.].
- , Über die Individualität der Chromosomen und die Propfhybridenfrage. [Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 44. 1907.].
- , Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung. [Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 45. 1908.].
- , Das weitere Schicksal meiner isolierten weiblichen *Mercurialis annua*-Pflanzen. [Zeitschrift für Botanik. Bd. I. 1909.].
- STRASBURGER, NOLL etc., Lehrbuch der Botanik. VIII. Aufl. 1906.
- STROBL, P. G., Flora des Etna. [Oest. bot. Zeitschr. 1886.].
- TANGL, E., Die Kerne und Zelltheilungen bei der Bildung des Pollens von *Hemerocallis fulva* L. [Denkschr. d. Wiener Akad. d. Wiss. Mat.-nat. Kl. Bd. 45. 1882.].
- TREUB, M., L'organe femelle et l'Apogamie du *Balanophora elongata*. (Ann. du jard. bot. de Buitenzorg. Vol. 15. 1898.].
- VESQUE, J., Nouvelles recherches sur le développement du sac embryonnaire des Phanerogames angiospermes. [Ann. des Sciences Nat. Bot. 6:ème sér. T. 6. 1878.].
- WAGER, H., The nucleolus and nuclear division in the Root Apex of *Phaseolus*. [Ann. of Bot. vol. 18. 1904.].
- WARMING, E., De l'ovule. Ann. d. Sc. nat. 6:ème ser. Bot. T. 5. 1878.
- WIEGAND, K. M., The Development of the embryosac in some monocotyledonous plants. [Bot. Gaz. Vol 30. 1900.].
- WILLKOMM, M., & LANGE, J., Prodrum Flor. Hisp. T. III. Stuttgart 1880.
- WISSELINGH, G. VAN, Ueber das Kerngerüst. Zweiter Beitrag zur Kenntniss der Karyokinese. [Bot. Zeitung. Bd. 57. 1899.].
- ZACHARIAS, E. Ueber den Nucleolus. [Bot. Ztg. Bd. 43. 1885.].
- , Beiträge zur Kenntniss des Zellkerns und der Sexualzellen. [Bot. Ztg. Bd. 45. 1887.].
- , Ueber das Verhalten des Zellkernes in den wachsenden Zellen. [Flora. Bd. 81. 1895.].
- ZIMMERMANN, A., Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkernes. Eine kritische Litteraturstudie. Jena 1896.

Erklärung der Abbildungen.

Sämmtliche Figuren sind bei Anwendung eines ZEISS'schen Mikroskopes [Modell 1899, *Beiso*] und der ABBE'schen Camera gezeichnet worden. Die Figuren, mit Ausnahme von 72—82, referieren sich sämmtlich zu *Mercurialis annua*.

Tafel I.

- Fig. 1. Medianer Längsschnitt durch eine weibliche Blütenknospe, die erste Anlage der beiden Karpiden aus je zwei Zellhöckern (ki und ky) zeigend. Fix. JUEL. Vergr. 165.
- Fig. 2 a. Medianer Längsschnitt durch einen jungen Fruchtknoten. Die Scheidewandbildung in der Medianlinie noch nicht vollzogen. Fix. JUEL. Vergr. 165.
- Fig. 2 b. Seitlicher Längsschnitt durch denselben Fruchtknoten. Scheidewandbildung lateral beginnend. Fix. JUEL. Vergr. 165.
- Fig. 3. Medianer Längsschnitt durch einen jungen Fruchtknoten, in welchem die Scheidewandbildung fast bis auf die Medianlinie fortgeschritten ist. Fix. JUEL. Vergr. 165.
- Fig. 4. Medianer Längsschnitt durch eine embryonale Samenanlage. Die Initialzelle des Archesporiums noch nicht differenziert. Fix. JUEL. Vergr. 660.
- Fig. 5. Subepidermale Archespormutterzelle. Fix. JUEL. Vergr. 660.
- Fig. 6. Die Archespormutterzelle hat eine Tapetenzelle gebildet. Erste Andeutung des inneren Integumentes. Fix. JUEL. Vergr. 660.
- Fig. 7. Embryosackmutterzelle mit zwei Tapetenzellen. Inn. und äuss. Integument angedeutet. Fix. JUEL. Vergr. 660.
- Fig. 8. 3 Tapetenzellen. Inn. und äuss. Integ. als Zellhöcker vorspringend. Fix. JUEL. Vergr. 660.
- Fig. 9. Die Tapetenzellen bilden eine z. Theil doppelte Reihe dadurch, dass die oberste der aus der primären Tapetenzelle entstandenen Tochterzellen sich durch eine vertikale Scheidewand b geteilt hat. Fix. JUEL. Vergr. 660.
- Fig. 10. Normale einfache Tapetenreihe. Fix. JUEL. Vergr. 660.
- Figg. 11 und 12. Z. Theil doppelte Tapetenreihe. Fix. JUEL. Vergr. 660.
- Fig. 13. Längsschnitt durch den Scheitel einer jungen Samenanlage, vertikal gegen die Fruchtknotenscheidewand geschnitten, mit einer doppelten Reihe von Tapetenzellen. Fix. JUEL. Vergr. 660.
- Fig. 14. Längsschnitt durch eine junge Samenanlage, parallel mit der Scheidewand. Die Tapetenzellreihe ist doppelt. Fix. JUEL. Vergr. 660.

- Fig. 15. Längsschnitt durch eine junge Samenanlage. Das innere Integument ist vor dem äusseren (ungefähr bei X) angelegt worden. Fix. JUEL. Vergr. 660.
- Fig. 16. Längsschnitt durch eine etwas ältere Samenanlage. Das äussere Integument eilt während seiner Entwicklung dem inneren vorbei. Fix. Sublimat. Vergr. 110.

Tafel II.

- Fig. 17. Embryosackmutterzelle mit beginnender Synapsisbildung. Fix. JUEL. Vergr. 880.
- Fig. 18. Embryosackmutterzelle in Synapsis. Fix. JUEL. Vergr. 2200.
- Fig. 19. Der Synapsisknäuel lockert sich auf. Fix. JUEL. Vergr. 2200.
- Fig. 20. Aus dem Synapsisknäuel gehen eine geringe Anzahl Chromatinschleifen hervor, die eine deutlich doppelte Natur zeigen. Fix. JUEL. Vergr. 2200.
- Fig. 21 a und b. Zwei auf einander folgende Längsschnitte durch eine Embryosackmutterzelle kurz vor der heterotypischen Kernteilung. Die 12 Chromosomen sind paarweise gelagert und z. Theil noch mit Anastomosen verbunden. Fix. JUEL. Vergr. 2200.
- Fig. 22. Kernspindel bei der heterotypischen Kernteilung. 12 Chromosomen. Fix. JUEL. Vergr. 2200.
- Fig. 23. Von den 12 Chromosomen wandern 6 gegen je eine Pole. Die reduzierte Zahl der Chromosomen ist folglich 6. Fix. JUEL. Vergr. 2200.
- Fig. 24. Jeder der beiden Tochterkerne umgiebt sich mit einer Kernwand und bildet einen Nukleolus aus. Während der ganzen heterotypischen Kernteilung ist keine Längsspaltung der Chromosomen zu bemerken. Fix. JUEL. Vergr. 2200.
- Figg. 25 und 26. Zwei Kerne aus einer Pollentetrade unmittelbar nach der homöotypischen Teilung. Kinoplasmafasern zwischen den Kernen noch vorhanden. Auch hier beträgt die reduzierte Chromosomenzahl 6. Fix. Alk.-Essigs. Vergr. 2200.
- Fig. 27. Die beiden Tochterzellen der heterotypischen Teilung trennen sich vor der homöotypischen Teilung durch eine vollständige Scheidewand. Ihre Kerne treten in einen Ruhezustand ein. Fix. JUEL. Vergr. 880.
- Fig. 28. Fertige Tetrade. Die Scheidewand zwischen den beiden obersten Schwesterzellen der Tetrade steht normalerweise schräg. Fix. JUEL. Vergr. 880.
- Fig. 29. Tetrade mit vertikaler Scheidewand zwischen den beiden obersten Zellen. Fix. JUEL. Vergr. 880.
- Figg. 30 und 31. Junge Embryosäcke unmittelbar nach der Vollendung der Tetradenteilung. Ihre Kerne zeigen 6 Chromatinelemente. Fix. JUEL. 2200.
- Fig. 32. Junger einkerniger Embryosack. Fix. JUEL. Vergr. 2200.
- Fig. 33. Zweikerniger Embryosack. Die Nucellarzellen werden verdrängt. Fix. JUEL. Vergr. 880.
- Fig. 34. Embryosack mit zwei sich zur Teilung anschickenden Kernen. Die Chromosomen sind 6. Fix. JUEL. Vergr. 2200.
- Fig. 35. Vierkerniger Embryosack. Fix. JUEL. Vergr. 880.
- Fig. 36. Achtkerniger Embryosack. Noch kein Unterschied zwischen den Kernen. Fix. JUEL. Vergr. 880.

- Fig. 37. Fertiger Embryosack. Die Polkerne noch nicht verschmolzen. Fix. JUEL. Vergr. 880.
- Fig. 38 a und b. Zwei auf einander folgende Schnitte durch den Eiapparat. Die beiden Polkerne haben einen sekundären Embryosackkern gebildet. Fix. JUEL. Vergr. 880.
- Fig. 39. Eizelle und Synergiden. Die Kerne der letzteren sind in dem unteren Teil der Zellen gelagert. Fix. JUEL. Vergr. 880.
- Fig. 40 a, b und c. Drei auf einander folgende Schnitte durch den oberen Teil eines fertigen Embryosackes. Durch anormale Kernverdoppelung sind im Eiapparate 5 Kerne entstanden. Fix. JUEL. Vergr. 880.
- Fig. 41 a und b. Durch anormale Verdoppelung hat der Embryosack in seinem oberen Teil 7 Kerne bekommen. Fix. JUEL. Vergr. 880.

Tafel III.

- Fig. 42. Eben vollzogene Tetradenteilung.
- Fig. 43. Zweikerniger Embryosack aus dem zweiten Raum desselben Fruchtknotens. Die Figg. 42 und 43 illustrieren die nicht ungewöhnliche, ungleichzeitige Entwicklung der beiden Samenanlagen eines Fruchtknotens. Fix. JUEL. Vergr. 880.
- Fig. 44. Junger Embryo, aus der Eizelle entstanden. Fix. JUEL. Vergr. 880.
- Fig. 45. Kern aus der Rinde einer jungen Wurzel. Fix. Alk.—Essigs. Vergr. 2200.
- Fig. 46—53. Kerne aus der Epidermis des Stengels. Ihre Begrenzung ist unregelmässig. Ihre kinoplasmatischen Wände setzen sich in vielgestaltete Ausläufer fort, welche die Chromatophoren umhüllen. Nukleolus ohne Vakuolisierung und Vorhof. Fix. LIDFORSS. Vergr. 2200.
- Figg. 54 und 55. Zwei Kerne aus dem Perianth einer weiblichen Blüthe, jeder mit 12 Chromatinkörnern. Fix. JUEL. Vergr. 2200.
- Fig. 56. Kern aus der Epidermis eines jungen Nucellus. 12 Chromatinkörner. Fix. JUEL. Vergr. 2200.
- Fig. 57. Kern aus der Wand eines jungen Fruchtknotens. Fix. JUEL. 2200.
- Fig. 58. » » » » » älteren » » » 2200.
- Fig. 59 und 60. Zwei Kerne aus der Narbe einer unbefruchteten weiblichen Blüthe. Fix. JUEL. Vergr. 2200.
- Fig. 61. Kern aus dem Leitgewebe zwischen Obturator und Mikropyle. Die 12 Chromatinkörner senden Fortsätze aus, welche teilweise mit einander anastomosieren. Fix. JUEL. Vergr. 2200.
- Fig. 62. Kern aus dem Integumente eines jungen Fruchtknotens. Die Anastomosen bilden ein reich verzweigtes Netzwerk.
- Fig. 63. Kern aus der Wand desselben Fruchtknotens. Wohl entwickeltes Kernnetz. Fix. JUEL. Vergr. 2200.
- Fig. 64. Netzstruktur eines Kernes aus einem jungen Fruchtknoten. Fix. JUEL. Vergr. 2200.
- Fig. 65. Zwei Schnitte durch denselben Kern aus der Streckungszone einer jungen Wurzel. Fix. Alk.-Essigs. Vergr. 2200.

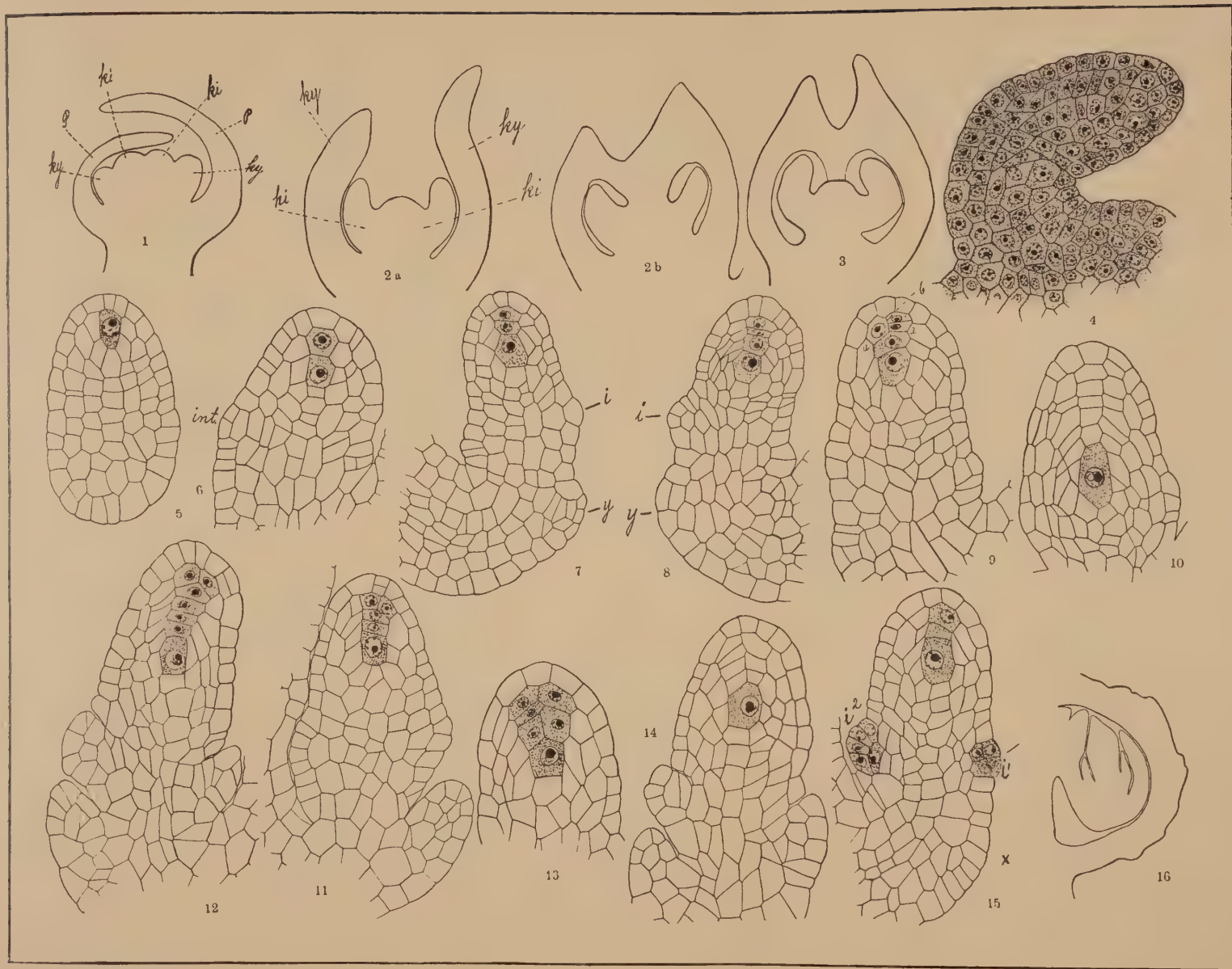
- Fig. 66. Kern aus derselben Wurzel.
- Fig. 67. Teil eines Endospermkernes mit wohl entwickeltem Netzwerke. Fix. JUEL. Vergr. 2200.
- Fig. 68 und 69. Zwei Kerne aus dem Griffel, resp. der Narbe einer jungen weiblichen Blüte. Die 12 Chromatinkörner besitzen eine auffallend ungleiche Grösse. Fix. JUEL. Vergr.
- Fig. 70. Kern aus einem jungen Embryo. 12 Chromatinkörner. Fix. JUEL. Vergr. 2200.
- Fig. 71. Endospermkern aus einem normal befruchteten Embryosack. 18 Chromatinkörner. Fix. JUEL. Vergr. 2200.
- Figg. 72—80. Kerne aus den Kalkblättern von *Stanhopea*.
- Fig. 72. Kern aus einer lädierten Zelle eines frischen Schnittes. Nukleolus ist vakuolisiert und mit einem Vorhof versehen. Vergr. 1400.
- Fig. 73 a. Lebender Kern aus einer unbeschädigten Zelle.
- Fig. 73 b. Derselbe Kern nach Behandlung mit Alkohol-Eisessig. Nukleolus ist vakuolisiert geworden und hat sich mit einem Vorhof umgeben. Vergr. 1400.
- Fig. 74 a. Unbeschädigter Kern.
- Fig. 74 b. Derselbe Kern nach Behandlung mit Abs. Alkohol. Vergr. 1400.
- Figg. 75 und 76. Zwei Kerne, mit Alkohol-Essigs. fixiert. Die Nukleolen besitzen grosse Vorhöfe. Vergr. 1400.
- Figg. 77—80. Vier Kerne, nach der LIDFORSS'schen Methode fixiert. Nukleolus ohne Vakuolisierung und Vorhofbildung. Die kinoplasmatische Membran beibehalten. (In Figg. 79 und 80 nicht gezeichnet.). Vergr. 1400.
- Fig. 81. Kern aus dem Nucellus eines jungen Fruchtknotens. Erster Anfang der Prophase. Fix. JUEL. Vergr. 2200.
- Fig. 82. Kern aus dem Integumente eines jungen Fruchtknotens. Die Chromosomen beginnen sich aus dem Kerngerüst auszusondern. Fix. JUEL. Vergr. 2200.
- Figg. 83 und 84. Ein Kern aus dem Integumente eines jungen Fruchtknotens. Die Chromosomen haben eine längliche Gestalt angenommen. Die Anastomosen zwischen ihnen sind zum grössten Teil verschwunden. Fix. JUEL. Vergr. 2200.
- Figg. 85—87. Die Chromosomen werden immer kürzer. Ihre Anastomosen verschwinden schliesslich völlig. In einzelnen Chromosomen (Fig. 86) ist eine Längsspaltung wahrzunehmen. Fix. JUEL. Vergr. 2200.
- Fig. 88. Teil einer Kernplatte aus einer jungen Fruchtknotenwand. Die Chromosomen, die in den vorigen Figuren eine mehr weniger deutliche paarige Anordnung gezeigt haben, liegen hier deutlich zu Paaren geordnet. Jeder Chromosom hat eine Längsspaltung erfahren, so dass mehr oder weniger typische Chromosomentetraden hervortreten. Nukleolus noch beibehalten. Fix. JUEL. Vergr. 2200.
- Fig. 89. Kernplatte aus der Fruchtknotenwand einer jungen Samenanlage. Die Zweiteilung der Chromosomen ist vollständig durchführt. Fix. JUEL. Vergr. 2200.
- Fig. 90. Kernteilung aus dem Integumente einer jungen Samenanlage. »Tassement polaire« im Sinne GRÉGOIRE & WYGÆRTS. Fix. JUEL. 2200.

Figg. 91—94. Telophasen aus einem jungen Fruchtknoten. Nach dem »tassement polaire« bildet jeder Tochterkern eine Kernwand. Die Chromosomen rücken auseinander und senden hierbei pseudopodienartige Ausläufer aus, welche sich verzweigen und schliesslich das Gerüst des ruhenden Kerns darstellen. Fix. JUEL. Vergr. 2200.

Figg. 95—98. Drei Kerne aus dem Endosperm eines anscheinend »ohne Befruchtung« entwickelten Samens. Figg. 96 und 97 die zwei Hälften desselben Kerns. Im jeden Kern finden sich in der Regel 18 deutlich wahrnehmbare »Prochromosomen«. Die Figuren beweisen, dass die Samen, die an isolierten Weibchen sich entwickeln können, trotzdem normal, d. h. nach Befruchtung entstanden sind. Die »Prochromosomen« stellen nämlich die Chromosomen der Kernteilung dar. Die reduzierte Zahl der Chromosomen beträgt 6. Das Endosperm hat sich nach Zusammenschmelzen der beiden Polkerne zu einem Centalkern durch doppelte Befruchtung entwickelt, daher die Prochromosomenzahl 18. Fix. FLEMMING. Vergr. 2200.



Tafl. I.



M. O. MALTE del.





